

JAHRBUCH FÜR  
MORPHOLOGIE UND MIKROSKOPISCHE ANATOMIE  
ERSTE ABTEILUNG

---

GEGENBAURS  
MORPHOLOGISCHES  
JAHRBUCH

begründet von G. Gegenbaur, weitergeführt von  
G. Ruge, E. Göppert, A. Benninghoff, H. Stieve



Unter Mitwirkung der Professoren

Dr. A. DABELOW in Mainz, Dr. D. STARCK in Frankfurt (Main)

Dr. K. GOERTTLER in Freiburg i. Br., Dr. K. NIESSING in Marburg (Lahn)



HERAUSGEGEBEN VON

PROF. DR. DR. H. BECHER

MÜNSTER (WESTF.)

UND

PROF. DR. DR. h. c. G. HERTWIG

HALLE (S.)



101. BAND

MIT 210 ABBILDUNGEN UND 15 TABELLEN



LEIPZIG 1961  
AKADEMISCHE VERLAGSGESELLSCHAFT  
GEEST & PORTIG K.-G.

# Inhalt des hundertersten Bandes

## Erstes Heft

Ausgegeben im Juli 1960

- Lothar Dittrich*, Milchgeißelentwicklung und Zahnwechsel beim Braunbären (*Ursus arctos* L.) und anderen Ursiden. Mit 27 Abbildungen ..... 1
- Armin Klümper*, Die funktionelle Struktur der linken Herzkammer. 1. Mitteilung. Die Muskulatur des linken Ventrikels. Mit 21 Abbildungen... 143

## Zweites Heft

Ausgegeben im August 1960

- Gerhard Neuhäuser*, Metrische Untersuchungen zum pränatalen Wachstum der inneren Lungenoberfläche beim Menschen. Zugleich ein Beitrag zur Histogenese des Alveolarepithels. Mit 16 Abbildungen und 2 Tabellen ..... 177
- Karl Hoffmann*, Variationen der Ansa Galeni beim Menschen. Mit 11 Abbildungen ..... 221
- Peter Jipp*, Die Sehnenstruktur an punktförmigen Muskelansätzen. Mit 9 Abbildungen ..... 236
- Pablo Santamaria-Arnáiz*, Le ganglion ciliaire chez »*Chalcides ocellatus*« (Contribution á l'étude de l'anatomie comparée du système nerveux végétatif). Avec 10 figures ..... 263
- Dieter Bährens*, Über den Formenwandel des Mustelidenschädels. Allometrische Untersuchungen an Schädeln von *Mustela vison*, *Mustela lutreola*, *Mustela nivalis* und *Martes martes*. Mit 39 Abbildungen und 1 Tabelle ..... 279
- Buchbesprechungen ..... 370

## Drittes Heft

Ausgegeben im März 1961

- H. R. Srinivasachar*, Development of the Skull in Catfishes. Part III — The development of the chondrocranium in *Heteropneustes fossilis* (Bloch) (*Heteropneustidae*) and *Clarias batrachus* (Linn) (*Clariidae*). With 20 Figures and 1 Table ..... 373

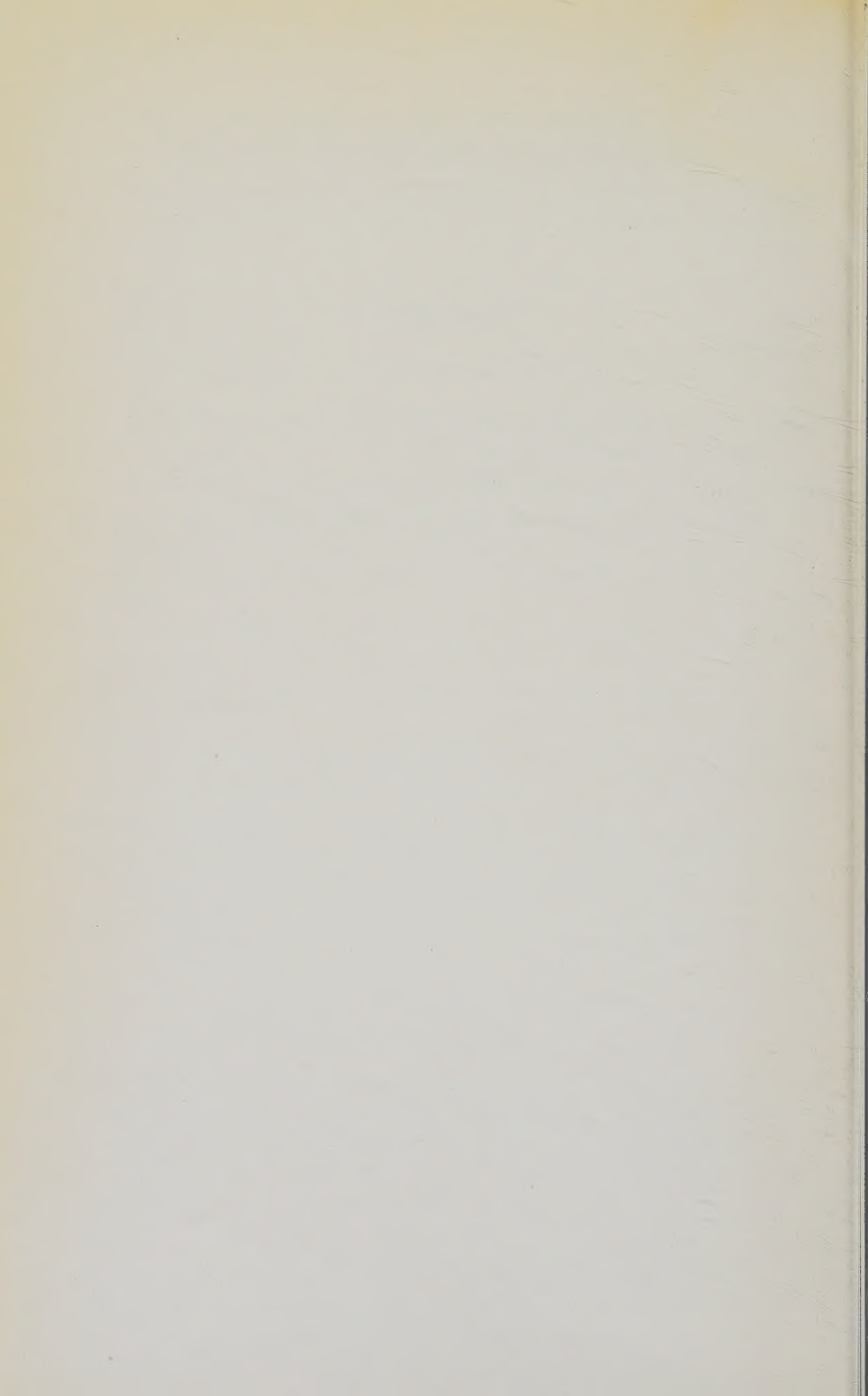


<i>Hans Wetzig</i> , Die Entwicklung der Organe des Zwischenhirndaches (Epiphyse und Plexus corioideus anterior) bei der Sturmmöwe <i>Larus canus</i> L. Mit 8 Abbildungen und 4 Tabellen.....	406
<i>Holger Preuschoft</i> , Muskeln und Gelenke der Hinterextremität des Gorilla ( <i>Gorilla gorilla</i> Savage et Wymann, 1847). Mit 20 Abbildungen und 7 Tabeller. ....	432

### Viertes Heft

Ausgegeben im Mai 1961

<i>Wolfgang Kriegler</i> , Zur Myologie des Beckens und der Hinterextremität der Reptilien. Mit 22 Abbildungen .....	541
<i>Kaplan Arinci</i> , Das Zusammenwirken von Milzkapsel und Trabekeln im Sinne eines funktionellen Systems. Mit 7 Abbildungen .....	626



*Aus dem Zoologischen Institut der Karl-Marx-Universität  
(Direktor em.: Prof. Dr. A. Wetzel)  
und dem Zoologischen Garten Leipzig  
(Direktor: Dr. L. Zukowsky)*

# **Milchgebißentwicklung und Zahnwechsel beim Braunbären (*Ursus arctos* L.) und anderen Ursiden<sup>1</sup>**

Von

**L. Dittrich**

Mit 27 Abbildungen

(Eingegangen am 2. Oktober 1959)

## **Gliederung**

<b>Einleitung</b>	2—12
I. Untersuchungsmaterial (Einfluß der Gefangenschaftshaltung auf die Milchgebißentwicklung und den Zahnwechsel)	3— 8
II. Untersuchungsmethode	8—12
<b>Charakterisierung des Milchgebisses des Braunbären</b>	12—15
<b>Literaturübersicht</b>	15—17
<b>Milchgebißentwicklung, Zahnwechsel und Morphologie der Milchzähne</b>	17—90
I. Schneidezähne	18—42
1. Die medialen Schneidezähne	18—29
2. Die mittleren Schneidezähne	30—37
3. Die distalen Schneidezähne	37—42
II. Eckzähne	42—49
III. Backzähne des Milchgebisses	49—73
1. Die distalen Milchbackzähne	50—56
2. Die mittleren Milchbackzähne	56—65
3. Die medialen Milchbackzähne	65—73
IV. Die vordersten Lückenzähne	73—78
V. Die Backzähne des bleibenden Gebisses	79—84
1. Die medialen Molaren	80—81
2. Die postmedialen Molaren	82—83
3. Die distalen Molaren	83—84
VI. Rückblick	84—87

<sup>1</sup> Dissertation.

<b>Durchbruchsfolge</b>	90—91
<b>Störungen beim Zahndurchbruch</b>	91—93
<b>Zahnerkrankungen</b>	93—94
<b>Milchgebissentwicklung und Zahnwechsel bei anderen Ursiden</b>	94—119
1. Eisbär.....	94—107
2. Baribal.....	107—110
3. Brillenbär .....	110—111
4. Kragenbär .....	111—113
5. Malaienbär.....	114—115
6. Anhang (Höhlenbär <i>Ursus spelaeus</i> Rosenm.) .....	115—117
7. Rückblick .....	117—119
<b>Beziehung der Zahnentwicklung zur Gewichts- und Größenzunahme junger Braunbären</b>	119—124
Rückblick.....	124
<b>Geschlechtsunterschiede in der Größe der Milchzähne und im zeitlichen Ablauf der Zahnung</b>	124—127
1. Geschlechtsunterschiede in der Größe der Milchzähne ..	124—125
2. Geschlechtsunterschiede im zeitlichen Ablauf der Zahnung	126—127
3. Rückblick .....	127
<b>Zahndurchbruch bei verschiedenen Würfen gleicher Eltern</b>	128—130
<b>Zusammenfassung</b>	130—135
<b>Schrifttum</b>	135—141

## Einleitung

Der Verlauf der Zahnung bei den Ursiden, insbesondere die Ausbildung des Milchgebisses, ist wie die Zahnentwicklung bei manchen anderen Großbrautieren bisher noch immer nur ungenügend bekannt. Zwar liegen dazu sowohl einige Beschreibungen und Untersuchungen von Schädelmaterial als auch gelegentliche Einzelbeobachtungen vom lebenden Tier vor, doch fehlen bis jetzt noch systematische, planmäßige Untersuchungen an einer größeren Anzahl lebender Bären.

Auf Anregung von Prof. Dr. H. Dathe (Berlin) und Prof. Dr. A. Wetzel (Leipzig) studierte ich daher bei nahezu allen seit 1955 im Leipziger Zoo geborenen Braunbären (*Ursus arctos* L.) den Ablauf der Zahnung und ergänzte diese Beobachtungen durch Schnittpreparate und Untersuchungen von Schädelmaterial aus verschiedenen Sammlungen. Dieses Material bildete die Grundlage für die Auswertung der von dem ehemaligen Leipziger Zoodirektor Prof. Dr. K. M. Schneider gesammelten Protokolle über die Zahnung bei jungen Braunbären. Da das Archiv auch einige Notizen über andere Bärenarten enthielt und mir dank großzügigsten Entgegenkommens von mehreren Seiten auch Schädel von verschiedenen



Ursidenarten zur Verfügung gestellt wurden, war eine Bearbeitung der Zahnentwicklung bei anderen Bärenarten im Anschluß an die vom Braunbären gewonnenen Ergebnisse möglich.

Es ist mir ein tiefes Bedürfnis, den beiden genannten Herren Professoren für die Aufgabe des Themas und für die stets gewährte freundliche Beratung ergebenst zu danken.

## I. Untersuchungsmaterial

Den Grundstock dieser Arbeit bilden die nahezu täglich vorgenommenen Gebißkontrollen bei 7 (2,5) im Winter 1956/57 und bei 10 (6,4) im Winter 1957/58 im Leipziger Zoo geborenen Braunbären. Drei Tiere konnten bis zum Abschluß, vier weitere noch während des größten Teiles des Zahnwechsels untersucht werden.

Darüber hinaus standen mir 9 Formolpräparate junger, in Leipzig geborener Braunbären sowie 27 Braunbärenschädel zur Verfügung, die verschiedene Stadien der Entwicklung des Milchgebisses bzw. des Zahnwechsels zeigten. Sie stammten z. T. ebenfalls von im Leipziger Zoo geborenen Braunbären, teils auch aus den Sammlungen der nachstehend aufgeführten Museen und Institute.<sup>1</sup>

Zu diesem Material kamen Beobachtungen von K. M. Schneider an 198 in Leipzig geborenen Braunbären, 10 Eisbären und 6 Baribals aus den Jahren 1921 bis 1955. Die meisten Bären waren von ihm ein- bis dreimal im Verlaufe ihrer Zahnung kontrolliert worden. Seine Notizen wurden mir, ebenso wie ein Teil der oben erwähnten Schädel, aus dem Schneiderschen Archiv freundlicherweise durch die Nachlaßverwalterin, Frl. I. v. Einsiedel, überlassen. Ihr danke ich auch die Übertragung der Schneiderschen Notizen aus dessen Stenographie in Langschrift. Damit konnten außer den 17 von mir selbst kontrollierten Braunbären durch Schädeluntersuchungen und durch Auswertung von Einzelbeobachtungen an lebenden Tieren z. B. noch rund 250 Braunbären erfaßt werden.

Auf entgegenkommendste Weise wurde ich von folgenden Stellen mit Material unterstützt, so mit Schädelpräparaten:

Zoologisches Museum Berlin, Professor Dr. Zimmermann,  
Anatomisches Institut der Universität Greifswald,

---

<sup>1</sup> Das aus den gleichen Instituten stammende Material von anderen Ursidenarten ist in den betreffenden Abschnitten aufgeführt.

Professor Dr. Dr. Wegner,  
Zoologisches Institut der Universität Halle (Saale),  
Professor Dr. Hüsing/Dr. Piechocki,  
Anatomisches Institut der Universität Halle (Saale),  
ehemals Professor Dr. Lefke,  
Zoologischer Garten Halle (Saale), Professor Dr. Petzsch,  
Zoologisches Museum Kopenhagen, Professor Dr. Spärck,  
Zoologisches Institut der Universität Leipzig,  
Professor Dr. Wetzels,  
Universitäts-Poliklinik und Klinik für kleine Haustiere der Universität Leipzig, Professor Dr. Christoph,  
Zoologische Sammlung des Bayrischen Staates, München,  
Dr. Haltenorth,  
Professor Dr. Pohle, Berlin,  
Herr J. Riemer, Wittenberg, Museum.

Junge Bärenkadaver bzw. Beobachtungsnotizen stellten mir zur Verfügung:

Tierpark Berlin-Friedrichsfelde, Professor Dr. Dathe,  
Tierlehrerin Frau Ch. Golde, Berlin.

Es sei mir an dieser Stelle gestattet, den genannten Damen und Herren für die großzügige Unterstützung meinen ergebensten Dank zu sagen.

Die vorliegenden Untersuchungen — sowohl Beobachtungen an lebenden Braunbären als auch die Studien an Braunbärenschädeln — wurden fast ausnahmslos an Material aus Zoologischen Gärten gemacht. Lediglich fünf vom Berliner Museum zur Verfügung gestellte Schädel stammen laut Etikettierung von Braunbären aus freier Wildbahn: drei Schädel von wenige Tage alten Tieren aus Ungarn, zwei Schädel mit beginnendem Zahnwechsel von Pyrenäenbären.

Die Leipziger Braunbärenzucht, die seit der Jahrhundertwende 399 Geburten verzeichnen konnte (vgl. Dittrich und v. Einsiedel, 1960), geht zurück auf zwei weibliche *Ursus arctos syriacus* Hempr. & Ehrenb. (die „Helle“ und die „Dunkle“), die 1906 aus der Nähe von Brussa (Kleinasien) eingeführt wurden, und auf ein aus Privathand stammendes, vor der Jahrhundertwende angekauft männliches Tier („August“) mit nicht mehr nachweisbarem Herkunftsort. Im Jahre 1925 wurden ein weiblicher, von der Firma Hagenbeck (Hamburg) erworbener Braunbär („Daysi“) — die Bärinnen „Lotte“, „Kunde“, „Blanca“ und deren Nachkommen gehen auf diese Bärin zurück — und 1936 ein männlicher, von dem Zirkus Krocke



erworbener Braunbär („Jack“) eingekreuzt<sup>1</sup>, beide mit nicht mehr feststellbarem Herkunftsort. Letzteres Männchen ist mit nahezu allen im zweiten Weltkrieg und danach geborenen Braunbären verwandt. 1950 kam noch ein männlicher Bär (*Ursus a. arctos* L.) aus Finnland hinzu („Muschik“). Zu dessen Nachkommenschaft gehören u. a. die von mir 1957 bis zum Abschluß des Zahnwechsels kontrollierten Bären: 1,0 von der „Magna“ und 0,1 von der „Parva“. Das wiederholte Einkreuzen fremder Bären ermöglichte in Leipzig eine fortdauernde Zucht unter weitgehender Vermeidung von Inzucht. Dennoch paarte sich gelegentlich auch der Vater mit seinen Töchtern erfolgreich.

Die Untersuchungen wurden also zum größten Teil an Braunbären gemacht, die als erste bis vierte Generation in Gefangenschaft geboren worden waren. Bei der Einschätzung der Ergebnisse taucht daher die Frage auf, inwieweit die Gefangenschaftshaltung mit ihren veränderten Ernährungs- und Lebensverhältnissen auf Milchzahnung und Zahnwechsel sowie auf die Ausbildung der Zähne und Kiefer verändernd eingewirkt haben könnte.

Für den Braunbären fehlen Veröffentlichungen zu dieser Frage bis auf eine mehr am Rande geäußerte Bemerkung von Bachofen-Echt (1931). Dieser Autor stellt fest, daß bereits jung in Gefangenschaft geratene und dort aufgewachsene Braunbären zwar eine normal starke Bezahnung, aber ein verändertes, einem jugendlicheren Alter entsprechendes, Knochengerüst zeigen. Näher, etwa im Sinne einer quantitativen Untersuchung, geht er leider auf diesen Fragenkomplex nicht ein. Es gibt aber eine Fülle von Arbeiten, die z. T. genau metrisch festgestellte Veränderungen von Schädel, Skelett, Muskulatur und Organen bei anderen in Gefangenschaft gehaltenen Tieren bekanntgeben. Eine umfangreiche Literaturzusammenstellung findet sich bei Herre (1955). Aus der Gruppe der Carnivoren findet man z. B. über Wildcaniden solche Mitteilungen vor allem bei Klatt (1921a, 1921b, 1923, 1928, 1932, 1952), Koch (1951), Nehring (1884), Stephan (1954) u. a., über Procyoniden bei Koch (1928) und über den Iltis bei Bethcke (1919).

Für uns sind die Veränderungen wichtig, die sich in einer Verkürzung und Verbreiterung der Schädel gegenüber aus der Freiheit stammenden Tieren ausdrücken. Derartige Veränderungen treten aber nicht nur bei in Gefangenschaft geborenen, sondern auch bei Tieren auf, die noch in Freiheit zur Welt kamen, aber in Gefangen-

---

<sup>1</sup> Es werden hier nur die für die nachfolgenden Untersuchungen bedeutungsvollen Bären berücksichtigt.

schaft aufwuchsen — mitunter in extremer Weise, dann als Mopsköpfigkeit bezeichnet. (Nicht zu verwechseln mit den Veränderungen infolge primärer hormonaler Störungen, z. B. Koch [1951] und Oboussier [1951].) Eine mehr oder weniger starke Verkürzung des Schädels, die vor allem den Gesichtsteil betrifft, bleibt nicht ohne Einfluß auf die Zahnstellung — sie hat häufig Kulissenstellung der Zähne zur Folge und ist vielleicht auch nicht ohne Bedeutung für den Zahndurchbruch und -wechsel. Doch liegen gerade über den Einfluß von Gefangenschaftsbedingungen auf den zeitlichen Ablauf der Zahnung keine genauen Angaben vor, wie auch Fabian (1933) feststellen mußte, der sich eingehend mit der Domestikationsfrage am Gebiß beschäftigt hat. Exakte Unterschiede zwischen dem Ablauf der Bezahnung bei wilden und bei in Gefangenschaft lebenden Tieren werden, durchaus nicht nur bei Raubtieren, schwierig zu erfassen sein, da fortlaufende, planmäßige Beobachtungen frei lebender Tiere sich als praktisch undurchführbar erweisen und bei dem geschossenen bzw. gefangenen Material das Geburtsdatum fehlt. Beim Braunbären, dessen Werfzeit sich auf zwei Monate erstreckt (vgl. Dittrich und v. Einsiedel, 1960), ist aber eine Unsicherheit von beispielsweise vier Wochen bei der raschen Ausbildung des Milchgebisses — die Milchzähne des Braunbären können mit Ausnahme der stark rückgebildeten i1 und p2 innerhalb zweier Wochen durch das Zahnfleisch stoßen — und dem bald einsetzenden Zahnwechsel ausschlaggebend.

In bezug auf die oben zitierten Beobachtungen über Verkürzung des Schädels bei in Gefangenschaft geborenen Füchsen, Wölfen usw. stellt Fabian (1933) fest: „Es wäre nun völlig falsch, wenn man annehmen wollte, daß ein Aufwachsen in Gefangenschaft immer mit derartigen Veränderungen verknüpft wäre.“ Er führt in seiner Arbeit einen Schädel eines Silberfuchses aus einer Pelztierfarm an, dessen Vorfahren seit 10 bis 15 Generationen bereits in Gefangenschaft geboren worden waren. Regelmäßige Zahnstellung, günstige Größe und normales Gewicht zeichnen diesen Schädel aus. Und indem Fabian auf die Gebißveränderungen in der Domestikation eingeht, sagt er weiter: „Es kommt auch offenbar nicht auf die Tatsache der Domestikation so sehr an, sondern vor allem, unter welchen Bedingungen die Zeit der Domestikation verbracht wird.“ Er weist in diesem Zusammenhang auf die Untersuchung von Nehring (1888) am Hausschwein hin, der bei den frühreifen und spätreifen Rassen zwar auch eine entsprechend



frühe und späte Gebißentwicklung ermitteln konnte, deren Unterschied aber zwischen gesunden Tieren beider Rassengruppen bei weitem nicht so groß war wie der zwischen kränklichen, schlecht genährten, und gesunden Tieren der gleichen Rasse. Danach sind Verfrühungen und Verzögerungen in der Gebißentwicklung bei Hausschweinen mehr noch von den Ernährungs- und Gesundheitsverhältnissen als von der Rasse abhängig. Auch Döcke (1957) konnte, als er bei den von ihm kontrollierten Silberfüchsen aus einer Farm ebenfalls keine bedeutsamen Änderungen am Gebiß fand, die durch Domestikation hervorgerufen sein könnten, die zitierte Meinung von Fabian bestätigen.

Nehrings Feststellungen über den modifizierenden Einfluß ungenügender Ernährung auf die Gebißentwicklung, die schon H. v. Nathusius (1864, zitiert nach Bäumler, 1921) getroffen hatte, wurden später auch experimentell an Hausschweinen durch die Versuche von S. v. Nathusius (1912) und Henseler (1913/1914) belegt. Die Autoren erhielten bei sonst unter gleichen Bedingungen gehaltenen Wurfgeschwistern nach Hungerernährung der Ferkel schmale, lange, nach Masternährung kurze und breite Schädel. Auch an einigen Zähnen dieser Schweine ließen sich morphologische Unterschiede nachweisen.

Vitaminmangel führte nach Mellanby (zitiert nach Korkhaus, 1939) bei Hunden neben Rachitis zu stark gestörtem Zahndurchbruch und schlecht verkalkten Kiefern (vgl. auch Fabian, 1933, und Koch, 1951). Nach Walkhoff (1929) sollen beim Menschen die Zähne die besten Indikatoren für stattgehabte Ernährungsstörungen sein.

Die eingangs gestellte Frage, ob und in welchem Umfang die an den Leipziger Zoo-Braunbären gefundenen Werte für die Milchgebißentwicklung und den Zahnwechsel infolge Einwirkung der Gefangenschaft von den für freilebende Bären geltenden abgeändert sind, muß mangels ausreichender Vergleichsmöglichkeiten offenbleiben. Ihr kommt aber nach den eben zitierten Arbeiten sehr wahrscheinlich keine vorrangige Bedeutung zu, zumindest keine andere als den Einflüssen von Krankheiten und Entwicklungsstörungen, die sicher auch in freier Wildbahn auftreten, dort aber meist unkontrollierbar sind und nicht berücksichtigt werden können. Die wenigen mir zur Verfügung stehenden Schädel von in freier Wildbahn geschossenen Tieren fügen sich jedenfalls nach Schädelmaßen und Zahnentwick-

lung — Altersangaben unbekannt — völlig in meine Ergebnisse von den Zoo-Bären ein. Die Abweichungen der hier mitgeteilten Daten von gelegentlichen Bemerkungen der Jäger und Beobachter aus freier Wildbahn, vor allem aber von den Befunden von Pohle (1923), sollen später beleuchtet werden, weil mir die Unterschiede nicht durch die oben diskutierten Faktoren hervorgerufen zu sein scheinen. Es sei aber ausdrücklich bemerkt, daß es sich bei den Leipziger Braunbären keineswegs um Kümmerformen, sondern um gut züchtende, kräftig und gesund entwickelte Bären handelt.<sup>1</sup> Die Ernährung der jungen, von der Mutter abgesetzten Bären ist jahrelang erprobt worden. Entwicklungsstörungen bei den Jungen sind in der Regel nicht aufgetreten, Ausnahmen werden im speziellen Teil besonders dargestellt. Auffällige Veränderungen am Schädel, etwa im Sinne der beschriebenen Schädelverkürzungen bei den Füchsen und Wölfen, sind mir nicht aufgefallen.

## II. Untersuchungsmethode

Da der Milchzahndurchbruch<sup>2</sup> bereits in der 6. Lebenswoche beginnen kann, hat sich eine regelmäßige Beobachtung an ganz jungen Braunbären erforderlich gemacht.

Die größte Schwierigkeit der Zahnkontrolle bei so jungen Bären bietet der Umstand, daß die Bärenmütter in den ersten Wochen nach der Geburt sehr fest auf ihrem Nest liegen. Sie lassen sich im Gegensatz beispielsweise zu Großkatzen nicht leicht durch Futter oder Milch aus der Mutterstube locken, weil sie in dieser Jahreszeit ein außerordentlich geringes Bedürfnis haben, Nahrung oder Flüssigkeit aufzunehmen. Es ist auch nicht möglich, die Bärinnen in den ersten Wochen durch Gewalt vom Nest zu treiben, da dann die aufgeregten Tiere versuchen, mit ihren Jungen zu entfliehen, diese mit dem Fang packen bzw. vor sich herschieben. Dabei können die Jungen lebensgefährlich verletzt werden, zumindest ist aber die weitere Aufzucht durch die Mutter in Frage gestellt.

Für meine Untersuchungen wurde etwa ein Monat nach dem Werfen der Trennschieber zwischen der nach vorn durch einen Bretterverschlag abgedichteten Mutterstube und einem freigehaltenen Nachbarkäfig ohne Benruhigung der Bärin gezogen, so daß der Mutter zwei Käfige zur Verfügung

<sup>1</sup> Gewichte einiger 1957 erschossener Bären:

1,0	13jährig	358 kg,
1,0	10jährig	260 kg,
0,1	10jährig	220 kg,
0,1	12jährig	185 kg.

<sup>2</sup> Im folgenden wird unter Zahndurchbruch das Durchstoßen der ersten Spitze eines Zahnes durch das Zahnfleisch verstanden.

standen. In den folgenden Tagen wurde der Mutterbärin die Milchsuppe von dem zweiten Käfig aus in einer langstieligen Pfanne zugeschoben, zunächst in die Schieberöffnung, dann immer etwas weiter weg. In vielen Fällen gelang es so, die Bärin zum Betreten des Nebenkäfigs und zum Verlassen des Nestes zu bringen. Andere erhoben sich nicht von allein, obwohl sie tagelang keine Milchsuppe erhielten, so daß einige vorsichtige Stöße gegen Pfoten und Hinterkeulen, ausgeführt von dem den Tieren vertrauten Wärter, nachhelfen mußten. Bei hartnäckig festliegenden Bärinnen wurde darüber hinaus nichts unternommen, die meisten Bärenmütter ließen sich aber täglich auf die eine oder andere Weise zum Verlassen des Nestes bringen.

Die Trennung von den Jungen erregte zwar stets die Mütter, doch nie so, daß sie die Jungen nach der Untersuchung etwa nicht mehr angenommen oder verletzt hätten.

In den ersten Monaten bietet die Gebißkontrolle keine Schwierigkeiten. Nach einem Vierteljahr ist es am kritischsten. Es sind dann außer dem Untersuchenden mindestens zwei kräftige Wärter nötig, die den sehr beweglichen, mit den noch scharfen Krallen fürchterlich kratzenden und auch schon kräftig beißenden Bären halten. Später, wenn die Bären sich aus eigenen Kräften auf den Hinterbeinen zu halten vermögen und die Kontrolle am stehenden Tier vorgenommen werden kann, gestalten sich die Untersuchungen einfacher, und die Bären sind von zwei Pflegerinnen zu dirigieren.

Die Bären werden von dieser Zeit an am besten zunächst von einer Helferin, die guten Kontakt mit den Tieren hat, von hinten an den Ohren gefaßt. Im nächsten Moment muß die zweite Helferin sofort beide Vorderpranken packen und nach unten drücken, um nicht gebissen zu werden. Das Greifen der Tatzen muß rasch erfolgen, da sonst die erste Helferin gekratzt wird. Der Untersuchende faßt darauf den Bären mit der linken Hand an der Nase und schiebt die geschützte rechte in das meist schon geöffnete Maul des Tieres. Um das Maul offenhalten zu können, habe ich einen Ziegenleder-Fausthandschuh, der aber sowohl Daumen als auch Zeigefinger gesondert umschloß, benutzt. Der Handschuh-Zeigefinger ist vorn nicht geschlossen, damit man den Zeigefinger durchschieben kann, um in den Fällen, in denen eine augenscheinliche Kontrolle des Gebisses nicht möglich ist, zumindest die Veränderungen am Gebiß abtasten zu können, was nach einiger Übung durchaus zu sicherer Bestimmung des Gebisses führt. Der Zeigefinger ist noch durch eine Metalleinlage geschützt. Bewährt hat sich der gelenkige Stahlfinger, den Zahnärzte bei der Behandlung schwieriger Patienten und Kinder benutzen. Auch bei einjährigen Bären hielt dieser Stahlfinger den Kaudruck im Prämolarenbereich ohne Verformung ab. Außer den genannten Hilfskräften ist noch eine weitere nötig, die sofort das Untersuchungsergebnis notiert, um spätere Verwechslungen der Kiefer und der Seiten zu vermeiden. Die technische Assistentin des Zoologischen Gartens, Fr. v. Einsiedel, hat sich dankenswerterweise dieser Aufgabe unterworfen.

Die Gebißkontrollen wurden einmal täglich vorgenommen, nach Möglichkeit stets zur gleichen Stunde, um vergleichbare Daten über die Durchbruchzeit der Zähne zu erhalten. Die festgestellten

Zeiten sind daher mit einem Fehler von maximal einem Tag genau. Da die rasche Ausbildung des Milchgebisses beim Braunbären mitunter einen Durchbruch mehrerer Zähne an einem Tage zur Folge hat, ist dieser Fehler für die Durchbruchfolge zu berücksichtigen. Es ist nicht möglich, aus der Höhe der Erhebung einer Zahnkrone über das Zahnfleisch etwa im Vergleich zu anderen an gleichem Tag erschienenen Zähnen auf einen früheren oder späteren Zahndurchbruch zu schließen. Ehe eine Zahnkrone durch das Zahnfleisch stößt, wölbt sie dieses empor, in jedem Fall aber mehr oder weniger stark. Nach dem Durchbruch der Krone weicht das Zahnfleisch wieder zurück, entsprechend der vorher stattgehabten Spannung mehr oder weniger stark bzw. rasch. So ergeben sich unterschiedliche Erhebungen der Zahnkronen vom umgebenden Zahnfleisch am Durchbruchstage und täuschen eine frühere oder spätere Durchbruchzeit vor. Bei den künstlich aufgezogenen Braunbären, die häufiger an einem Tage kontrolliert wurden, ergaben sich Durchbruchfolgen, die bei einmaliger Kontrolle am Tag nicht hätten ermittelt werden können, z. B.:

0,1 v. d. „37er“ am 53. Tag: um 0.15 Uhr  $\lfloor i2$  ,  
 zwischen 0.15 und 8.10 Uhr  $i2 \rfloor$  ,  
 um 8.10 Uhr  $c \rfloor$  ,  
 zwischen 8.10 und 11.35 Uhr  $\lfloor c$  .

Bei 0,1 v. d. „Parva“ erschienen am 51. Lebenstag nacheinander 6 Zähne im Oberkiefer (i1, i2, p4), ohne daß die Durchbruchfolge genau ermittelt werden konnte.<sup>1</sup>

Die Untersuchungen mußten, als die Bären reichlich 13 Monate alt waren, nicht wegen der Gefährlichkeit abgebrochen werden, sondern weil es unmöglich wurde, den Körperkräften<sup>2</sup> der spiel lustigen Tiere den Willen des Untersuchenden aufzuzwingen.

Das Greifen der Bären nach einem Alter von einem halben Jahr ab war nur möglich, weil die beiden Helferinnen und der Untersuchende ständigen Kontakt mit den Tieren hatten. Ich möchte den Tierpflegerinnen K. Sohr, G. Uhlmann und B. Lehmann, die mir trotz mancher unvermeidlicher Kratzer und Bißwunden

<sup>1</sup> Die Protokolle für diese und alle anderen Beispiele liegen im Zoologischen Garten Leipzig.

<sup>2</sup> Gewichte von 13 Monate alten Bären:

1,0: 102,5 kg und 98 kg; 0,1: 75 kg und 63 kg.



stets unverdrossen halfen, meinen besten Dank sagen. Ohne ihre Mithilfe wäre eine tägliche Kontrolle der Bärengebisse im Herbst und Winter nicht mehr möglich gewesen.

Histologisch untersucht wurden die Kiefer zweier Bären:

1. 0,1, geboren am 19. 12. 1957 von „Bläki“  $\times$  „Karla“, gestorben am 22. 12. 1957 (Körperlänge: 26,5 cm, davon Schwanz: 2 cm, Brustumfang: 14 cm, Kopfumfang vor den Ohren: 13 cm; Gewicht: 400 g).
2. 0,1, geboren am 6. 1. 1957 von „Unus“  $\times$  „37er“, gestorben am 20. 1. 1957 (Körper sehr stark angefressen, daher keine Maße).

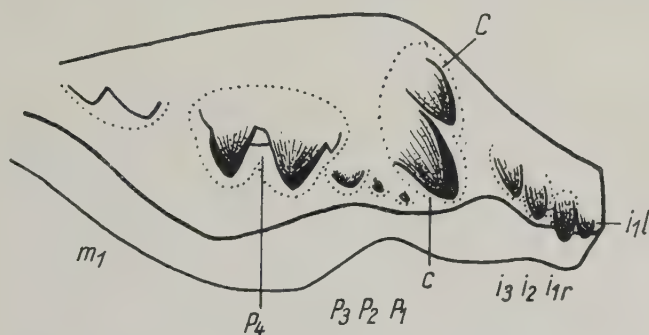


Abb. 1. Oberkiefer eines 3 Tage alten Braunbären mit den Anlagen der Zähne, die am aufgehellten Kiefer sichtbar werden

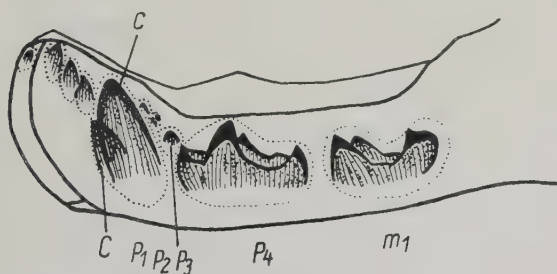


Abb. 2. Unterkiefer zu Abb. 1

Zur Herstellung von Schnittpräparaten wurden die Kiefer zunächst präpariert und in 6%iger Salpetersäure entkalkt, danach in 5%iger Natriumsulfatlösung gehärtet. Die so behandelten Kiefer wurden nach der Entwässerung in Paraffin (K. S. Schmp. 57° C) eingebettet und mit dem Handmikrotom 15  $\mu$  stark geschnitten.

Die Schnitte wurden mit Hämatoxylin/Eosin gefärbt. Bei der Beurteilung der mikroskopischen Bilder ist zu berücksichtigen, daß die Bärenkadaver erst einige Tage bei der Mutter gelegen hatten, ehe es gelang, diese den Müttern abzuja-gen und zu fixieren (Formol).

Die Mikroaufnahmen wurden mit einer Busch-Balgen-Vertikal-kamera hergestellt. Verwandt wurden die Objektive: Zeiß-Plan-achromat 6,3fach, Mikro-Summar 24 mm; die Okulare: Kompen-sationsokular 7fach und Periplanokular 10fach. Als Platten wurden benutzt Agfa Isochromplatten, höchstorthochromatisch, 18° DIN/50 ASA, 9×12 cm.

Für die Röntgenaufnahmen der Kiefer lebender Bären wurde ein Aufnahmegerät einer zahnärztlichen Praxis benutzt. Wenn die Jungbären richtig gehalten werden — eine Person arretiert den Kopf an den Ohren und hält den Bären mit den Knien, je eine hält eine Vorderpranke, eine die Hinterpranken, und eine weitere fünfte Per-son führt mit dem durch einen Stahlfinger geschützten Zeigefinger die Aufnahmeplatte ein —, können Röntgenaufnahmen ohne Ge-fahr für die Apparatur zumindest vom Vordergebiß noch vom 5 Monate alten Bären gewonnen werden. Drei Jungbären wurden auf diese Weise in zweiwöchigem Abstand 5- bis 7mal im Verlauf der ersten 6 Lebensmonate geröntgt, ohne daß sich bei ihnen Schä-den bemerkbar gemacht hätten. Ich möchte nicht versäumen, Herrn Zahnarzt Dr. V. Uibe (Leipzig) für die Herstellung der Auf-nahmen und für seine wertvollen Hinweise herzlichst zu danken.

Für die Messungen an Schädel und Zähnen wurde ein Kranio-meter bzw. eine Schublehre verwendet.

In der Bezeichnung der Zahnhöcker folge ich der Osbornschen Terminologie, in der allgemeinen Lagebezeichnung der Zahnele-mente Breuer (1931). Danach wird das der Symphyse zu gelegene, bei den Backzähnen nach vorn weisende Ende als mediales, das ent-gegengesetzte, bei den Backzähnen nach hinten weisende Ende als distales bezeichnet. Die Außenseite der Zähne wird als labiale, die Innenseite im Unterkiefer als linguale, im Oberkiefer als palatinale Seite bezeichnet. Zähne des Oberkiefers werden durch Unterstrei-chen, Zähne des Unterkiefers durch Überstreichen gekennzeichnet.

### Charakterisierung des Milchgebisses des Braunbären

Das Dauergebiß des Braunbären ist wie das anderer Ursiden ein-mal gekennzeichnet durch die Umbildung des Reißzahnpaares  $P4_{ml}$ ,

das seine eigentliche Bedeutung infolge starker Reduktion der scherenartig schneidenden Elemente verloren hat. Zum anderen ist es charakterisiert durch große, breite und flachkronige, also zu mahlzahnartigen Backzähnen gestaltete Molaren. Das Dauergebiß der Bären ist ein Quetschgebiß, d. h., die Zahnreihen beider Kiefer greifen auch in noch nicht abgeschliffenem Stadium kaum ineinander. Eine Brechscherenwirkung, wie sie im Normalfall für die Carnivoren charakteristisch ist, tritt bei den Ursiden nicht mehr auf. Bei alten Ursiden sind die Molaren in beiden Kiefern zu planen Platten abgekaut, im Extremfall bis zum Wurzelansatz, so daß ein Zahn in zwei vollständig isolierte Teile zerfallen kann. Auch für das Milchgebiß des Braunbären, das nach Owen (1840—1845) 28 Zähne hat:

$$\begin{array}{ccc} i3 & c1 & p3, \\ \hline i3 & c1 & p3 \end{array}$$

ist vor allem die Reduktion des Reißzahnpaares charakteristisch ( $\frac{p3}{p4}$ ). Der p3, der im Milchgebiß anderer Carnivoren — mit Ausnahme der Procyoniden — bedeutungsvollste Zahn (das drückt sich in Größe, Differenzierung und in der Lage zum Masseter und Kiefergelenk, d. h. dem Gebiet des günstigsten Kaudrucks, aus), ist bei den Ursiden ein kleiner Zahn, weniger als halb so groß wie der p4. Die Krone des oberen Reißzahnes ist wohl noch zum Schneiden geeignet, jedoch von geringer Größe und Schärfe. Der Reißzahnpartner im Unterkiefer, der p4, ist ein breiter, langer Zahn, der größte des Milchgebisses überhaupt. Er besitzt wohl einen vergrößerten Protoconid, der von distal-palatinal gegen die Krone des p3 wirkt, jedoch fällt der große Talonid ins Auge, die Quetschfunktion auch dieses Zahnes dokumentierend. Eine Brechscherenwirkung, wie sie für das Milchgebiß der Feliden, Hyaeniden, Musteliden, auch noch für die Caniden typisch ist, tritt nicht auf, wenn auch die schneidenden Elemente bei dem Reißzahnpaar des Milchgebisses im Verhältnis stärker ausgeprägt sind als bei dem Reißzahnpaar des Dauergebisses.<sup>1</sup> Auch hier tritt wie im definitiven Gebiß mit Verlust der Hauptfunktion das Reißzahnpaar aus dem Bereich des günstigsten Kaudruckes heraus.

<sup>1</sup> Leche (1919) beschrieb diesen Befund, daß allgemein im Milchgebiß mehr schneidende Elemente vorhanden sind als im Dauergebiß, bereits bei der Bearbeitung von Milchgebissen anderer Carnivorengruppen (S. 351).

Funktionell bedeutungsvoll im Backzahnbereich des Milchgebisses ist außer den genannten nur der  $p_4$ , der größte Milchzahn des Oberkiefers. Es ist ein breiter, flachkroniger Kauzahn mit stumpfen Kegelzacken, der gegen den Talonid des  $\overline{p}_4$  wirkt, ohne stark sich überschneidende Flächen zu bilden. Die spätere Ernährungsweise des Braunbären, die ein Abreißen zäher Fleischteile und ein Zerschneiden von Sehnen nicht als wesentliche Bestandteile hat, drückt sich bereits im Milchgebiß aus. Mit diesen Veränderungen an den Zähnen sind auch morphologische Unterschiede am Schädel des Braunbären gegenüber anderen Carnivoren festzustellen. Marinelli (1931) hat in einer funktionellen Studie am Höhlenbärschädel diese Merkmale analysiert. Bemerkenswerterweise finden wir die gleichen (es seien hier nur die Ausbildung wenig gewölbter Jochbögen im Zusammenhang mit der veränderten Beanspruchung des Gebisses, Lage der Zahnreihen zueinander usw. angeführt) auch bei dem jugendlichen, noch im Wachstum begriffenen Schädel zum Zeitpunkt der vollen Ausbildung des Milchgebisses, wenn ein Vergleich mit anderen Carnivorenschädeln gleicher Entwicklungsstufe angestellt wird.

Die vordersten Backzähne des Milchgebisses, die  $p_2^1$ , sind in beiden Kiefern ebenso wie die  $\overline{p}_3$  funktionell bedeutungslos. Im Unterkiefer sind die  $p_2$  so weit rückgebildet, daß sie mitunter nicht mehr durch das Zahnfleisch brechen. Diese Tatsache unterscheidet z. B. das Ursidengebiß grundsätzlich von dem der Procyoniden, bei dem auch den  $p_2$  und  $p_3$  in beiden Kiefern eine Bedeutung beim Festhalten der Beute zukommt.

Die Zähne des Vordergebisses bringen in der ersten Dentition beim Braunbären nichts Charakteristisches. Die starke Reduktion der mittleren Schneidezähne in beiden Kiefern ( $i_1$ ) tritt in verschiedenem Grade in mehreren Carnivorengruppen auf — häufig in den Familien Mustelidae und Procyonidae.

Die Ausbildung des Milchgebisses ist lange vor Abschluß der reinen Sägezeit mit Ausnahme der stark rückgebildeten Zähne ( $i_1$ ,  $p_2$ ) abgeschlossen. Nach unseren Beobachtungen im Zoo werden die jungen Braunbären das erste Vierteljahr ausschließlich gesäugt. Im folgenden Monat nehmen sie allmählich in steigendem Maße etwas von der Milchsuppe der Mutter mit auf. Spätestens im

<sup>1</sup> Die Praemolaren werden von vorn nach hinten numeriert, so daß  $p_1$  auf  $c$ ,  $m_1$  auf  $p_4$  folgt.



5. Monat beginnen die Jungen, zunächst spielerisch, an fester Nahrung zu knabbern, dann fressen sie zerkleinerte Möhren, weiches Weißbrot, etwas später Obst, Schwarzbrot, darauf Fleisch und Fisch, so daß spätestens im 6. Monat auch harte Nahrungsteile ohne Mühe zerteilt und zermahlen werden. In dieser Zeit (Beginn des 5. bis 6. Lebensmonats) sind aber bereits die ersten Molaren des definitiven Gebisses (m1) in beiden Kiefern in Funktion getreten, deren Kauflächen diejenigen der vor ihnen liegenden Milchbackzähne (p4) um ein Vielfaches übertreffen. Anders ausgedrückt, die Braunbären beginnen erst dann feste Nahrung zu fressen, wenn die m1 in beiden Kiefern in Funktion getreten sind.

Auch für die freilebenden Braunbären mögen sich für die Aufnahme fester Nahrungsgegenstände ähnliche Daten ergeben. Nach Hilzheimer (1922) erhebt sich die Bärin mit ihren Jungen im 4. Lebensmonat des Wurfes und beginnt mit ihnen Nahrung zu suchen.

Charakteristisch für die Nahrungsaufnahme des Braunbären ist ferner, daß die Vorderpranken mit in den Dienst der Ernährung gestellt werden, sowohl beim Töten und Zerkleinern der Beute, als auch bei der Gewinnung pflanzlicher Nahrungsteile. Beobachtungen der im vollen Milchgebiß stehenden jungen Bären haben gezeigt, daß große, feste Nahrungskörper (z. B. Kürbis, Fleischbrocken) mit Hilfe der Vorderpranken zerteilt werden. Relativ weiche Stücke (Brot) werden mit dem Vordergebiß — vor allem mit den c und i3 — abgebissen. Später, wenn die mittleren Schneidezähne des definitiven Gebisses ausgebildet sind, werden auch diese mehr beim Abbeißen eingesetzt. Nur ausnahmsweise konnte beim Abreißen von Fleisch der Einsatz der Backzähne beobachtet werden. Doch auch in diesen Fällen kauten die Bären nicht seitlich mit dem Reißzahnpaar an dem zähen Fleischstück, wie es Hunde und Katzen getan hätten, sondern sie hatten das Stück Fleisch im Maul vorn heraushängen, die Backzähne hielten fest, und mit den Vorderpfoten wurde versucht, das Fleisch zu zerreißen.

Außerdem ist für das Milchgebiß des Braunbären kennzeichnend, daß es, gemessen an der Lebensdauer seines Trägers, sehr zeitig, nämlich im ersten Lebensjahr, ersetzt wird.

### Literaturübersicht

Die ersten Angaben zur Milchgebißentwicklung beim Braunbären veröffentlichte v. Middendorff (1853). Er beschreibt u. a.

zwei Schädel von nach seiner Schätzung 2 bis 3 Monate alten Tieren, die bereits ein voll entwickeltes Milchgebiß zeigen. Nach v. Middendorff sind die i1 und die ersten Lückenzähne die zuletzt hervorbrechenden Zähne. A. v. Nordmann (1858) gelangte in den Besitz von zwei Jungbären aus freier Wildbahn, deren Alter er auf 3 bis 4 Tage schätzte.<sup>1</sup> Einen von beiden konnte er (bis zu einem Alter von etwa 7 Wochen) am Leben erhalten. Der Schädel dieses Bären zeigte eben den Beginn der Milchbezahnung — im Gegensatz zu v. Middendorff zuerst die beiden mittleren Schneidezähne und die p4.

Krementz (1888) geht in seiner berühmten Monographie nicht näher auf die Milchgebißentwicklung ein, findet aber, wie schon v. Nordmann (1858), daß Bären ohne Zähne geboren werden.

Erst 1933 bringt Schneider wieder einen Beitrag zur Milchzahnentwicklung. Er beschreibt bei einem 10 bis 11 Wochen alten, im Leipziger Zoo geborenen, Eisbären das Vorhandensein der äußeren beiden Schneidezahnpaare und der Eckzähne in beiden Kiefern. Inukai und Mukasa (1934) kommen in ihrer Arbeit infolge falscher Altersschätzung ihres Museumsmaterials zu abwegigen Ergebnissen. Indem die Verfasser einen 30 cm langen jungen Braunbären für einen 6 Monate alten Foetus halten<sup>2</sup> — die Tragzeit der Braunbären währt 7 bis 8 Monate — verlegen sie den Beginn der Milchgebißentwicklung in die Foetalzeit.

In den folgenden Jahren werden von Kostjan (1934), Ouwehand (1939) und vor allem von Vlasák (1950) Beobachtungen zur Milchzahnentwicklung bei einzelnen Eisbären und von Schlott (1950) bei einem Baribal veröffentlicht. Besonders Vlasák konnte den gesamten Ablauf der Milchzahnung bei seinem Eisbären verfolgen. Erst 1949 gelang es Adolf durch Beobachtung von 13 Braunbären im Moskauer Zoo, den Ablauf der Milchzahnung und den Zahnwechsel zu umreißen.

Zum Wechsel des Milchgebisses liegen Bemerkungen vor von Cuvier (1835), Owen (1840/45), Blainville (1841) und Giebel

<sup>1</sup> Nach der Beschreibung des Verhaltens (Öffnen der Augen), des Gewichtes und der Schädelmaße ist aber anzunehmen, daß die jungen Bären schon 2 bis 3 Wochen alt waren.

<sup>2</sup> Längenmaße der 1957 künstlich aufgezogenen Braunbären:

1,0 v. d. „Magna“ = 31 cm am 21. Lebenstag,

0,1 v. d. „37er“ = 31 cm am 13. Lebenstag,

0,1 v. d. „Parva“ = 28 cm am 9. Lebenstag.

(1855), die aber nur die allgemeine Feststellung treffen, daß der Ersatz des Milchgebisses beim Braunbären frühzeitig erfolgt. Genauere Angaben bringt v. Middendorff (1850/51 und 1853). Danach vollzieht sich der Zahnwechsel innerhalb des 6. bis 10. Lebensmonats und ist im ersten Lebensjahr abgeschlossen. Außer einigen ergänzenden Bemerkungen von v. Nordmann (1858) und Schäff (1889) und Beschreibungen von Schädeln des fossilen Höhlenbären, die das Milchgebiß bzw. Zahnwechselercheinungen zeigen (Schlosser, 1909; Kormos, 1916; Ehrenberg, 1922, 1923 und 1931, sowie Koby, 1952), ist es vor allem Pohle (1923) gewesen, der sich mit dem Zahnwechsel befaßt hat. Pohle hat seine Untersuchungen an Eisbären-Schädeln angestellt, nur die jüngsten Stadien werden durch Braunbären bzw. einem Bastard zwischen Eis- und Braunbär vertreten.

Pohles Befunde für den zeitlichen Ablauf des Zahnwechsels stehen z. T. im Widerspruch sowohl zu den Angaben der älteren Autoren — vor allem v. Middendorff — als auch zu den hier angegebenen. Die Ursache liegt in der Schwierigkeit, das Geburtsdatum bei den freilebenden Tieren zu bestimmen. Näher soll auf die unterschiedlichen Ergebnisse später bei der Behandlung der Zahnung des Eisbären eingegangen werden.

Außer Beiträgen von Inukai und Mukasa (1934) und Adolf (1949) bringt Starck (1935) in Anlehnung an die Altersbestimmung von Pohle noch die Beschreibung von je einem Kragenbär- und Baribalschädel im Zahnwechsel.

### Milchgebißentwicklung, Zahnwechsel und Morphologie der Milchzähne

Da die Durchbruchfolge der Milchzähne recht unterschiedlich sein kann — z. T. dadurch hervorgerufen, daß mehrere Milchzähne an einem Tag erscheinen können —, d. h. beim Braunbären eine so gesetzmäßige Aufeinanderfolge der Zähne wie beispielsweise beim Menschen nicht auftritt, wird der Zahndurchbruch nicht nach der zeitlichen, sondern nach der räumlichen Aufeinanderfolge der Zähne dargestellt, beginnend mit den medialen Schneidezähnen i1. Eine Übersicht über die Durchbruchfolge mit ihren Varianten wird am Ende dieses Abschnittes gegeben (S. 90/91).

## I. Schneidezähne

Wie andere Carnivoren besitzen die Braunbären im Milchgebiß drei Schneidezähne in jedem Kiefer, die von medial nach distal an Größe zunehmen.

### 1. Die medialen Schneidezähne<sup>1</sup>

Wie bereits v. Middendorff (1853) feststellte, sind die *i1* des Braunbären in beiden Kiefern zu unscheinbaren Stiftchen reduzierte Zähne, die funktionell bedeutungslos sind.



Abb. 3. Vordergebiß des 0,1 v. d. „Blanca“ (1957) am 109. Lebenstag. *i1* hier besonders kräftig, *i3* links abgebrochen  
Aufnahme: Naturkundliches Heimatmuseum Weimar

Dabei kann keineswegs Platzmangel, mit dem manche Autoren die Reduktion von Zahl und Größe der Zähne im Praemolarenbereich erklären, Ursache der Rückbildung sein, denn selbst beim Neonatus berühren zumindest im Oberkiefer die *i1* weder sich selbst noch die *i2*. Mit bloßem Auge läßt sich besonders im Unterkiefer ihre Existenz am lebenden Tier oft kaum erkennen. Lediglich durch Entlangfahren mit dem Fingernagel auf dem Zahnfleisch bemerkt man ihre Anwesenheit. Im Oberkiefer treten sie gewöhnlich etwas stärker hervor. In beiden Kiefern sind die *i1* äußerst schwach ver-

<sup>1</sup> Hervorragende Abbildungen der Milch- und bleibenden Zähne des Braunbären finden sich in der Monographie von Couturier (1954), so daß hier darauf verwiesen werden kann.



ankert. Sie sitzen sehr lose in der Alveole und lassen sich mit dem Fingernagel bewegen. Diesem Umstand ist es zuzuschreiben, daß die  $i1$  bei der Präparation des Schädels häufig verlorengehen und so im Gebiß vieler Museumsschädel fehlen. Auch bei anderen Ursiden, wie z. B. bei Eisbären (vgl. auch Vlasák, 1950) und Kragenbären, sind die  $i1$  so reduziert.

Die  $i1$  sind den mittelsten Schneidezähnen des Dauergebisses unähnlich. Die winzige Krone der  $i1$  ist gerundet und hat eine meißelförmige Schneide, ist etwa 1,2 mm lang und deutlich von der Zahnwurzel abgesetzt. An der palatinalen Seite ist schwach ein nach distal leicht abwärts (zur Wurzel zu) verlaufender Wulst angedeutet. Die Wurzel erscheint gerundet.

Die  $i\bar{1}$  sind noch schlanker, aber etwas länger als die oberen. Ihre gerundete Krone ist konisch, nicht von der Wurzel abgesetzt. Die Wurzel ist zylindrisch und nach lingual-distal abgebogen. Höhe der Krone etwa 3 mm.

#### Zahnmaße:

Oberkiefer (2 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 1,5 und 1,8 mm

palatinal-labial: 1,2 und 1,2 mm

Zahnlänge (Krone und Wurzel): 6,4 mm

Unterkiefer (7 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 0,9 bis 1,4 mm

lingual-labial: 0,9 bis 1,3 mm

Zahnlänge (Krone und Wurzel): 7,0 bis 7,3 mm

### Entwicklung der $i1$

#### Oberkiefer

Am Schädel von 3 Tage alten Braunbären (Basallänge: 35 bis 37,5 mm<sup>1</sup>) haben die  $i1$  sich etwa 0,5 bis 1 mm über den Kieferrand erhoben. Die Krone ist vollständig ausgebildet, hat aber, wie aus Schnitten durch den Kiefer eines 3 Tage alten Bären ersichtlich wird, das Zahnfleisch noch nicht durchstoßen. Die Wurzel ist noch nicht ausgebildet. Außer den  $i1$  haben im Oberkiefer nur die  $i2$  den Kieferrand erreicht. Auch an dem Schädel eines vielleicht 4<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Wochen alten Bären (Alter nicht genau bekannt, Basallänge 55,5 mm; Schädel Berliner Museum Nr. 1810) sind die  $i1$  noch die größten Zähne, haben aber auch, obwohl sie etwa 2 mm über den Kiefer ragen, das Zahnfleisch noch nicht durchstoßen.

<sup>1</sup> Basallänge = Entfernung vom vorderen Rand des Foramen magnum bis zum Vorderrand des Zwischenkiefers (Prosthion).

## Unterkiefer

Im Unterkiefer der 3 Tage alten Bären sind die i1 etwas weiter entwickelt als die i1. Sie haben sich reichlich 1 mm über den Kieferrand erhoben. Wie Schnitte erkennen lassen, ist die Krone fertig ausgebildet; die Wurzel beginnt sich eben zu entwickeln. Im Unterkiefer des obengenannten, vielleicht reichlich 1 Monat alten Bären sind die i2, die im Unterkiefer der 3 Tage alten Tiere sich nur eben über den Kieferrand erhoben hatten, bereits ein wenig größer als die i1, die etwa 2,5 mm über den Kieferrand ragen, aber das Zahnfleisch noch nicht durchstoßen haben. Die i1 sind also hier bereits gegenüber den i2 im Wachstum zurückgeblieben.

### Durchbruch der i1

Sowohl v. Nordmann (1858) als auch Inukai und Mukasa (1934) geben an, daß bei den von ihnen untersuchten Jungbären die i1 die ersten Schneidezähne waren, die im Oberkiefer durch das Zahnfleisch brachen, während v. Middendorff (1853) und Adolf (1949) feststellten, daß die i1 die letzten Schneidezähne sind, die durch das Zahnfleisch stoßen.

Bei den Leipziger Braunbären brachen im Oberkiefer die i1 meist als letzte der Schneidezähne durch, von 106 untersuchten Fällen 93mal. Bei einem 0,1 v. d. „Octa“ (1958) waren die i1 die ersten Schneidezähne, bei einem Schwestertier erschienen der rechte i1 zusammen mit dem linken i2 als erste Schneidezähne. Auch bei je einem männlichen (1,0 v. d. „Magna“, 1957) und weiblichen Tier (0,1 v. d. „Parva“, 1957), die künstlich aufgezogen wurden, folgten die i1 den c und dem linken p4 und waren also die ersten Schneidezähne, die durchbrachen. Bei einem dritten, 1957 künstlich aufgezogenen Bären (0,1) erscheinen die i1 zusammen mit den i2 und p4 an einem Tage, bei 7 weiteren folgten die i1 den i2, bei einem 1,0 der „Blanca“ (1958) erschienen nach den i2 der linke i1, dann der rechte i3, darauf rechts i1 und zuletzt der linke i3.

Auch im Unterkiefer brechen die i1 im allgemeinen als letzte der Schneidezähne durch das Zahnfleisch: von 66 nachprüfbaren Fällen 65mal. Nur bei dem 1,0 v. d. „Magna“ (1957) erschienen beide i1 nach den i2, also vor den i3. Es besteht allerdings die Möglichkeit, daß die Zahl der Ausnahmen etwas höher liegt, da nicht aus allen Schneiderschen Beobachtungsprotokollen die Durchbruchfolge abgelesen werden kann.

Von allen Schneidezähnen zeigen die i1 hinsichtlich der Durchbruchzeit die größte Variabilität — etwa 7 Wochen.

Der früheste, tatsächlich festgestellte Durchbruchstag für die i1 war der 48. Lebenstag (i1 rechts bei 0,1 v. d. „Octa“, 1958). Aus den Schneiderschen Notizen geht hervor, daß ein am 49. Lebenstag kontrollierter weiblicher Bär (0,1 v. d. „Hyänenbärin“, 1951) bereits beide i1 aufwies. Bei je einem weiblichen Bären der „Parva“ (1957) und „Octa“ (1958) erschienen beide i1 am 51. Lebenstag.

Als frühester Durchbruchstag für beide i1 wurde der 63. Lebenstag bei einem 1,0 v. d. „Magna“ (1957) notiert. Auch aus dem Schneiderschen Material läßt sich kein früherer Tag ablesen. Es scheint der Durchbruch in der Regel erst am 68./69. Lebenstag zu beginnen.

Folgende Tabelle gibt die 1957/58 notierten Durchbruchstage (Lebenstage) an:

i1	Oberkiefer		Unterkiefer	
	r.	l.	r.	l.
1,0 v. d. „Magna“ 1957 .....	52	55	63	63
1,0 v. d. „Magna“ 1958 („Lottrich“) .....	75	68	89	89
1,0 v. d. „Magna“ 1958 („Bill“) .....	83	82	89	100
1,0 v. d. „Kunde“ 1957 .....	69	70	86	87
1,0 v. d. „Kunde“ 1958 .....	64	65	81	81
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Wuff“) .....	55	58	73	79
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Charlie“) .....	59	64	81	83
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Dick“) .....	60	60	83	89
0,1 v. d. „Blanca“ 1958 .....	64	64	81	87
0,1 v. d. „Blanca“ 1957 .....	vor dem 55		76	76
0,1 v. d. „Octa“ 1957 .....	95	96	97	78
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Nackenfleck“) .....	48	55	75	80
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Janne“) .....	45	45	69	71
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Gilja“) .....	50	58	75	75
0,1 v. d. „Parva“ 1957 .....	51	51	95	89
0,1 v. d. „37er“ 1957 .....	81	81	88	77
0,1 v. d. „Kunde“ 1957 .....	69	69	88	93
17 (8,9) Bären	früh.: 45. T. spät.: 96. T.		früh.: 63.T. spät.: 100.T.	

Wie die Tabelle zeigt, können die entsprechenden Zähne eines Kiefers zusammen oder mit einigen Tagen Abstand — im Oberkiefer bis zu 8 Tagen, im Unterkiefer bis zu 19 Tagen — erscheinen. Obwohl aus der Tabelle hervorgeht, daß fast stets die i1 vor den ent-

sprechenden Zähnen des Unterkiefers erschienen, ergab das Schneidersche Material, daß von 21 nachprüfbaren Fällen 11mal die  $\overline{il}$  vor ihren Partnern im Oberkiefer erschienen, z. T. mit einem Abstand von 2 bis 3 Wochen.

Danach ist also beim Braunbären mit einem Durchbruch der mittelsten Schneidezähne im Oberkiefer vom Ende der 7. bis zur 14., im Unterkiefer von der 10. bis zur 15. Lebenswoche zu rechnen<sup>1</sup>. Obwohl nach diesen Befunden die anderen Schneidezähne beider Kiefer in den meisten Fällen den  $il$  vorangehen, scheint mir diese Durchbruchsfolge erst sekundär infolge einer im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung erfolgten Reduktion der  $il$  entstanden zu sein. Ein Hinweis darauf ergibt sich zunächst daraus, daß die  $il$  als erste von allen Schneidezähnen ihr Wachstum beenden. Ihre Wurzel ist längst vollständig ausgebildet und geschlossen, wenn die der anderen noch weit geöffnet sind. Die oben mitgeteilten gegensätzlichen Befunde von v. Nordmann (1858) und v. Middendorff (1853) erklären sich so, daß auch in freier Wildbahn noch beide Durchbruchfolgen auftreten.

Auch die relativ lange Durchbruchsspanne ist ein weiterer Hinweis für die unterschiedlich starke Reduktion der  $il$  bei den verschiedenen Individuen.

Aus meinen Beobachtungsprotokollen entnehme ich folgendes sehr bezeichnendes Beispiel. Bei einer 1957 künstlich aufgezogenen Bärin (0,1 v. d. „Parva“) waren bereits jeweils am 65., 70. und 83. Tage die  $\overline{il}$  deutlich mit dem Fingernagel im Zahnfleisch zu spüren. Der Durchbruch wurde stets für den folgenden Tag erwartet. Erst am 89. Tage war mit Bestimmtheit der linke, am 95. Tage mit Sicherheit der rechte  $\overline{il}$  erschienen. Dabei ist sicher, daß beide  $\overline{il}$  bereits einen Monat vor dem tatsächlichen Durchbruch ihr Wachstum beendet hatten, zu einer Zeit also, als die erste Vorwölbung des Zahnfleisches als Ankündigung eines baldigen Durchbruchs auch tatsächlich festgestellt werden konnte. Sie waren nur nicht in der Lage, das Zahnfleisch durchstoßen zu können, eben ihrer besonders schwachen Ausbildung wegen.

In dem Schneiderschen Material finden sich Notizen von einigen Bären, für die der Durchbruch der  $il$  in beiden Kiefern niemals mit Sicherheit nachgewiesen werden konnte. Wenn auch, weil diese

<sup>1</sup> Von der Berechnung eines Mittelwertes für den Durchbruch der Zähne ist Abstand genommen worden. Abgesehen davon, daß infolge großer Variabilität die berechneten Mittelwerte beispielsweise für die Festlegung einer „mittleren“ Durchbruchfolge keine der Realität entsprechende Zusammenstellung ergeben, erscheint die Angabe des Spielraumes, in dem die meisten Durchbrüche erfolgen, sinnvoller.



Bären nicht ständig kontrolliert wurden, die Anwesenheit der *i1* für kurze Zeit nicht ausgeschlossen werden kann, ist es doch wahrscheinlich, daß die *i1* nicht mehr in der Lage waren, das Zahnfleisch zu durchstoßen. Vlasák (1951) konnte jedenfalls, obwohl er den von ihm künstlich aufgezogenen Eisbären ständig unter Kontrolle hatte, das Erscheinen der *i1* nicht nachweisen.

Die Reduktion der *i1* ist also individuell verschieden. Dabei dürften die im Zoo und in der Freiheit (v. Nordmann, 1858) festgestellten frühen Durchbruchzeiten mehr dem ursprünglichen Zustand entsprechen, bei dem die Milchzahnung im Bereich der Schneidezähne mit den *i1* begann.

### Ausfall der *i1*

Ein letzter Hinweis auf die Rückbildung der *i1* im Verlaufe der Entwicklungsgeschichte ist – soweit sie überhaupt erscheinen – ihr sehr kurzes Vorhandensein. In dem oben zitierten Fall des 0,1 v. d. „Parva“ (1957) konnte der rechte *i1* zwei Tage, der linke neun Tage nach dem Durchbruch nicht mehr festgestellt werden.

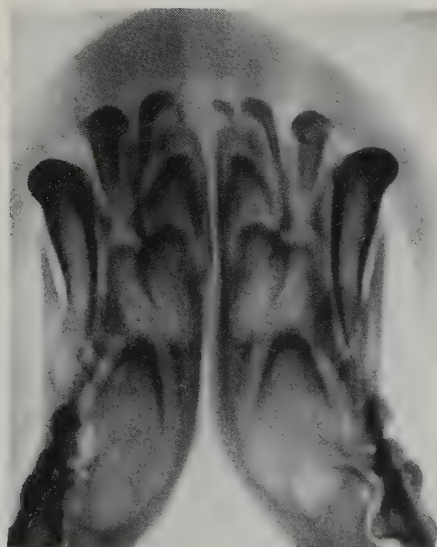


Abb. 4. Unterkiefer von 0,1 v. d. „Parva“ (1957) am 100. Lebenstag (Röntgenaufnahme) Krone des linken *i1* abgebrochen, die des rechten seitlich verbogen im Zahnfleisch, beide über dem Zahnfleisch nicht nachweisbar. Hinter den Milchzähnen Anlagen der bleibenden Zähne

Aus den Röntgenaufnahmen am 100. Lebenstag wurde ersichtlich, daß die Krone des linken  $\overline{i1}$  abgebrochen, die des rechten aber, seitlich abgebogen, wieder in das Zahnfleisch eingebissen und völlig davon bedeckt war. Die Wurzel des rechten  $\overline{i1}$  steckte noch im Zahnfleisch. Sie wurde weitgehend resorbiert und als Rest am 152. bis 157. Tag von dem nachrückenden  $\overline{i1}$  aus dem Zahnfleisch herausgeschoben. Ebenso wie für den verzögerten Durchbruch war auch für den raschen Verlust die anscheinend besonders mangelhafte Verkalkung verantwortlich. Es sei hinzugefügt, daß alle anderen Milchzähne dieses Jungtieres keine Anzeichen für eine etwaige allgemeine mangelhafte Verkalkung erkennen ließen.

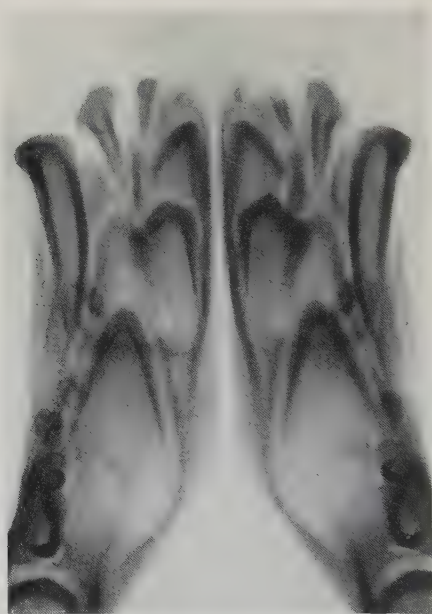


Abb. 5. Unterkiefer von 0,1 v. d. „37er“ (1957) am 123. Lebenstag (Röntgenaufnahme)  
Beide  $\overline{i1}$  abgebrochen — dazu rechts auch  $\overline{i2}$  —, die Wurzeln noch im Zahnfleisch

Auch bei anderen Bären erklärte sich ein vorzeitiger Verlust der  $\overline{i1}$  durch das Abbrechen der Kronen, so z. B. bei dem 0,1 v. d. „37er“ (1957) beider  $\overline{i1}$  (Abb. 5) und bei dem 0,1 v. d. „Kunde“ (1957) des linken  $\overline{i1}$  (Abb. 6). Dabei ist zu berücksichtigen, daß ungewöhnliche mechanische Einwirkungen auf die Kronen der  $\overline{i1}$  kaum erfolgen können, weil diese nur einen bis einige Millimeter aus dem

Zahnfleisch herausragen und von den wesentlich höheren i2 flankiert sind. Vielmehr muß dieses Abbrechen in der ungenügenden Verkalkung der Krone begründet sein.

Die folgende Tabelle gibt das Alter der Bären in Lebenstagen beim Ausfall der i1 an. Die Zahl hinter den Angaben des Alters beim Ausfall, in Klammern gesetzt, ist die „Funktionsdauer“ des Zahnes in Tagen.

	Oberkiefer		Unterkiefer	
	r	l	r	l
1,0 v. d. „Magna“ 1957 ....	125 (74)	163 (103)	117 (55)	118 (56)
1,0 v. d. „Magna“ 1958 („Bill“).....	144 (62)	142 ( 61)	beide v. d. 136	
1,0 v. d. „Kunde“ 1957 ....	148 (80)	148 (79)	163 (78)	161 (75)
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Wuff“) .....	v. d. 129	170 (113)	136 (64)	134 (56)
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Charlie“).....	169 (111)	128 (65)	150 (70)	?
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Dick“).....	180 (121)	168 (103)	beide v. d. 129	
0,1 v. d. „Blanca“ 1958 ....	172 (109)	171 (108)	?	?
0,1 v. d. „Octa“ 1957 ....	*104 (10)	104 (9)	110 (14)	97 (20)
0,1 v. d. „Parva“ 1957 ....	155 (105)	122 (72)	* 97 (3)	98 (10)
0,1 v. d. „37er“ 1957 ....	160 (80)	162 (82)	119 (32)	*109 (33)
0,1 v. d. „Kunde“ 1957 ....	*101 (33)	94 (26)	?	?

\* = bedeutet Abbrechen der Krone

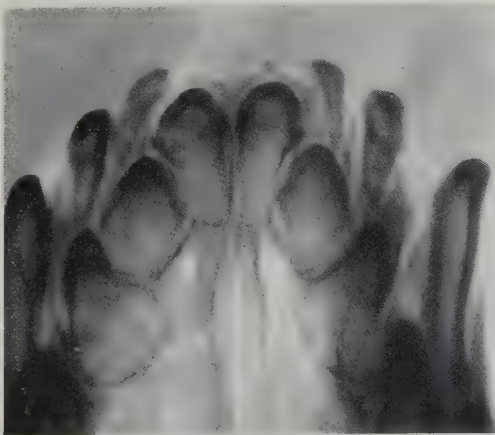


Abb. 6. Oberkiefer von 0,1 v. d. „Kunde“ (1957) am 94. Lebenstag (Röntgenaufnahme)  
Krone des i1 links abgebrochen, Wurzel noch im Zahnfleisch

Aus der Tabelle wird ersichtlich, daß zwischen Zahndurchbruch und -ausfall keine bestimmte Zeitspanne liegt. Im allgemeinen scheinen die  $\overline{I1}$  vor den entsprechenden Partnern des Oberkiefers auszufallen und somit die ersten Milchschnidezähne zu sein, die wieder verschwinden.

Wenn man von dem vorzeitigen Verlust der  $i1$  infolge Abbrechens der Krone absieht, kann man den Beginn des physiologischen Zahnausfalls im Oberkiefer auf Anfang des 5. Lebensmonats festlegen. Auch aus dem Schneiderschen Material ergibt sich diese Zeit. Als Beispiele für sehr späten Ausfall der  $i1$  seien genannt: 1.0 v. d. „Blanca“ (1958) verlor den  $i1$  rechts mit dem 180. Lebenstag, der entsprechende  $I1$  erschien am 187. Tag. Der Wurfbruder, der links bereits seit dem 154. Tag den  $I1$  hatte, besaß rechts bis zum 169. Tag den  $i1$ . Der entsprechende  $\overline{I1}$  folgte am Tage darauf. 1.0 der „Daysi II“ (1939) zeigte am 160. Lebenstag rechts noch den  $i1$ , der entsprechende  $I1$  war dahinter bereits erschienen. Im allgemeinen sind aber die  $\overline{i1}$  vom 5. bis spätestens Ende des 6. Monats verschwunden. In den letzten Fällen dürfte wohl der jeweilige  $I1$  seinen Milchvorgänger vor sich hergeschoben und zum Ausfall gebracht haben, wie es bei den anderen Schneidezähnen regelmäßig der Fall ist. Im Unterkiefer liegt der Beginn des physiologischen Zahnausfalles am Ende des 4. Lebensmonats. Sehr späte Ausfallsdaten sind: Am 170. Tag besaß 1.0 v. d. „28er“ (1947) noch beide  $\overline{i1}$ , obwohl rechts bereits der  $\overline{I1}$  erschienen war. Am 174. Tag besaß 1.0 v. d. „Druschka“ (1949) noch den linken  $\overline{i1}$ , am 183. Lebenstag verlor 0,1 v. d. „Hyänenbärin“ (1946) beide  $\overline{i1}$ .

Damit werden beim Braunbären die mittelsten Schneidezähne des Milchgebisses in beiden Kiefern bereits zu einer Zeit gewechselt, da das Gebiß eben erst zum Beißen eingesetzt wird, und darin scheint mir die Ursache für die Reduktion gerade dieses Schneidezahnpaars zu liegen.

### Durchbruch der $I1$

Der Zahnwechsel setzt beim Braunbären in der Regel auch bei den innersten Schneidezähnen ein. Als Ausnahmen wurden zwei Bären gefunden, bei denen die  $\overline{I2}$  vor den  $\overline{I1}$  erschienen (1.0 v. d. „Magna“ [1957] rechts und links 9 Tage; 0,1 v. d. „Octa“ [1957] rechts 3, links 11 Tage vor den entsprechenden  $\overline{I1}$ ).

Schnitte durch die Kiefer eines 3 Tage alten Bären zeigen die  $\underline{I1}$ -Anlage im späten Glockenstadium. Die Zahnanlage liegt medial-



palatinal von dem betreffenden  $i1$ . Die Schmelzpulpa ist ausgebildet, hängt aber noch an der Schmelzleiste. Die Zahnpapille ist mächtig entwickelt. Die Abscheidung von Praedentin hat eben begonnen. Die  $\overline{I2}$ -Anlage ist ihr gegenüber noch wesentlich zurück, sie steht im frühen Glockenstadium.

Die  $I1$ -Anlagen im Unterkiefer, die gleichfalls medial hinter den betreffenden  $\overline{i1}$  liegen, sind gegenüber den entsprechenden Anlagen im Oberkiefer in der Entwicklung noch zurück. Sie sind etwa ebensoweit fortgeschritten wie die  $I2$ -Anlagen. Auch die Anlagen des zweiten Schneidezahnpaares im Unterkiefer sind ebensoweit ausgebildet wie die  $\overline{I1}$ -Anlagen. Beide sind aber den  $\overline{I3}$ -Anlagen weit voraus. Auch bei den  $\overline{I1}$ - und  $\overline{I2}$ -Anlagen hängen die Schmelzpulpen noch an der Schmelzleiste.

Bereits um den 40. Lebenstag zeichnen sich im Röntgenbild erstmalig in beiden Kiefern die  $I1$ -Anlagen ab (Abb. 7).

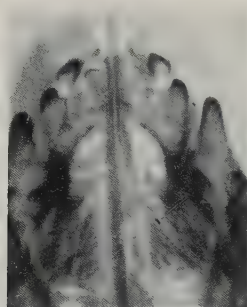


Abb. 7. Oberkiefer von O,1 v. d. „Parva“ (1957) am 44. Lebenstag (Röntgenaufnahme)

Gegen Ende des 4. Lebensmonats haben die  $I1$  den Kieferrand erreicht, etwa 2 bis 3 Wochen vor den  $I2$ . Der fortgeschrittenen Entwicklung der  $I1$  entspricht auch, daß der Zahnwechsel in der Regel im Oberkiefer einsetzt.

In beiden Kiefern erscheinen die  $I1$  lingual (palatinal) von ihren Milchvorgängern, meist ein wenig medial davon, noch vorhandene Reste der Milchzähne seitlich nach außen drückend. Besonders im Oberkiefer zeigt sich der Durchbruch durch Vorwölbung und bläuliche Verfärbung des Zahnfleisches an.

Für das Erscheinen der I1 wurden folgende Durchbrüche notiert:

I1	Oberkiefer		Unterkiefer	
	r.	l.	r.	l.
1,0 v. d. „Magna“ 1957 .....	172	169	191	193
1,0 v. d. „Magna“ 1958 .....		zwischen		
	146	146/153	?	?
1,0 v. d. „Kunde“ 1957 .....	153	153	159	157
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Wuff“).	179	178	173	173
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Charlie“)	170	154	171	172
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Dick“).	187	183	187	187
0,1 v. d. „Blanca“ 1958 .....	177	176	174	172
0,1 v. d. „Octa“ 1957 .....	153	153	160	168
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Gilja“).	151	151	152	149
0,1 v. d. „Parva“ 1957 .....	156	154	159	159
0,1 v. d. „37er“ 1957 .....	162	162	163	163
				nach
0,1 v. d. „Kunde“ 1957 .....	nach 156		156	156
12 (6,6) Bären	früh.: 146. Tag spät.: 187. Tag		früh.: 149.Tag spät.: 193.Tag	

Das Schneidersche Material ergibt ähnliche Daten. Für den Durchbruch der I1 wurde ein früherer Tag notiert: Bei einem 0,1 v. d. „Kunde“ (1952) ergab eine Kontrolle am 143. Lebenstag bereits die Anwesenheit beider I1, offenbar eben erst durch das Zahnfleisch gebrochen.

Danach ist beim Braunbären mit dem Durchbruch der I1 im Oberkiefer am Ende des 5. und im 6. Monat — die Mehrzahl der Durchbrüche erfolgt zwischen dem 150. und 175. Tag — und im Unterkiefer im 6. bis Beginn des 7. Lebensmonats zu rechnen; die meisten Durchbrüche liegen zwischen dem 155. und 180. Tag. Als Beispiele für spätes Erscheinen seien genannt: Bei 1,0 v. d. „Blanca“ (1958), die I1 am 187. und 183. Tag, bei 0,1 v. d. „28er“ (1947) beide I1 am 183. Tag; im Unterkiefer bei 1,0 v. d. „Magna“ (1957) beide I1 am 193. und 191.Tag, bei 1,0 v. d. „Blanca“ (1958) beide I1 am 187. Tag.

Meist erscheinen erst die Schneidezähne des Oberkiefers. Von 21 nachprüfbaren Fällen brachen 16mal zunächst die I1 durch, in 4 Fällen war es umgekehrt. Bei dem 0,1 v. d. „Octa“ (1958) erschien zunächst I1 unten links, dann beide I1, zuletzt I1 unten rechts.

Diese Befunde stimmen mit den in der Literatur angegebenen überein. Nach v. Middendorff (1853) soll der Zahnwechsel beim

Braunbären im 6. Monat beginnen. Pohle (1923) gibt für den Durchbruch der I1 den 5. Monat, Adolf (1949) den 4. bis 5. und Inukai und Mukasa (1934) den 4. Monat an. Letztere Daten liegen zu früh. Die Ursachen dafür sind, daß das Alter der Tiere, von denen die Schädel stammen, nur geschätzt werden konnte bzw. daß lebende Bären nicht täglich kontrolliert wurden, sondern aus der Erhebung der Zahnkrone über das Zahnfleisch auf die Durchbruchzeit geschlossen wurde (vgl. Seite 10).

Auch in der zweiten Dentition sind die mittelsten Schneidezähne in beiden Kiefern die kleinsten, wenn auch der Unterschied zu den I2 nicht so groß ist wie der zwischen i1 und i2.

Die I1 haben eine meißelförmige, einspitzige Krone. An der distalen Seite der Kronenspitze findet sich ein kleines Höckerchen. Selten ist auch an der medialen Seite eins ausgebildet. Hinter der meißelförmigen Spitze sind noch weitere drei Höcker sichtbar, die von medial nach distal an Größe abnehmen. Die II sind wesentlich zierlicher. Ihre Krone trägt zwei Spitzen, von denen die mediale sowohl höher als auch stärker ist. Auch die Krone der II ist meißelförmig.

In beiden Kiefern geht das Profil der Schneidezähne bald verloren. Schon wenige Wochen nach der Ausbildung bricht häufig die Spitze der I1 ab. An älteren, ausgewachsenen Bären ist die Krone stets abgekaut, bei einem 13jährigen Bären bis auf die hinteren Spitzen, die nur noch andeutungsweise zu erkennen sind. Im Unterkiefer des gleichen Bären sind die Spitzen der II so abgekaut, daß beide fast verschwunden sind und die Zähne wie gekerbt erscheinen. Bei älteren Tieren sind in beiden Kiefern die I1 bis zum Zahnhals abgekaut. Die Wurzeln der I1 beider Kiefern sind seitlich komprimiert.

Während im Oberkiefer die Kronenspitzen der I1 rund 8 mm voneinander entfernt stehen und die Kronen der beiden I1 fast stets einen mehr oder weniger schmalen Zwischenraum zu den I2 lassen, stehen im Unterkiefer die II sehr gedrängt, berühren sich meist und lassen nur selten etwas Spielraum zwischen sich und den I2.

#### Zahnmaße:

Oberkiefer (2 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 6,9 und 7,2 mm

palatinal-labial: 8,2 und 7,3 mm

Unterkiefer (1 Zahn gemessen),

Krone medial-distal: 6,8 mm

lingual-labial: 4,9 mm

Zahnlänge: 21 mm



## 2. Die mittleren Schneidezähne

Die  $i_2$  sind in beiden Kiefern kräftiger entwickelt als die  $i_1$ , aber, vor allem im Oberkiefer, bedeutend zierlicher als die  $i_3$ .

Die Krone der  $i_2$  ist meißelförmig. Neben der gleichmäßig gewölbten Kronenspitze erkennt man medial einen kleinen, distal einen etwas größeren Höcker an den Stellen, an denen der palatinale Wulst seitlich in die Krone übergeht. Der palatinale Wulst verläuft von distal leicht nach medial geneigt. Die Wurzel ist seitlich komprimiert. Die Krone ist ungefähr 4 mm hoch. Die  $i_2$  haben eine gewisse Ähnlichkeit mit den  $I_2$ .

Die  $i_2$  des Unterkiefers sind schlanker und zierlicher als die des Oberkiefers. Ihre Krone hat zwei Spitzen, eine große, medial gelegene, und distal davon eine kleine, die nicht immer deutlich ausgebildet ist. Der Zahn ist labial gerundet, lingual konkav, die Seitenränder des Talonids sind etwas aufgewölbt. Die Wurzel ist seitlich stark komprimiert und leicht nach medial gebogen. Im ganzen haben die  $i_2$  eine starke Ähnlichkeit mit den  $\Pi$ .

### Zahnmaße:

Oberkiefer (15 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 3,2 bis 3,8 mm

palatinal-labial: 2,3 bis 3,2 mm

Zahnlänge: 13,2 bis 17,4 mm

Unterkiefer (14 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 2,3 bis 3,2 mm

lingual-labial: 1,6 bis 2,5 mm

Zahnlänge: 11,0 bis 14,1 mm

## Entwicklung der $i_2$

### Oberkiefer

Am Schädel von 3 Tage alten Braunbären haben die  $i_2$  mit der Kronenspitze eben den Alveolenrand erreicht. Schnitte durch den Oberkiefer eines 3 Tage alten Bären zeigen, daß die Krone bereits vollständig entwickelt ist, die Bildung der Wurzel aber noch nicht begonnen hat. Am Schädel eines etwa 6 Wochen alten Bären haben sich die  $i_2$  erst rund 1,5 mm über den Alveolenrand erhoben, sind somit noch etwas kleiner als die  $i_1$ .

### Unterkiefer

Im Unterkiefer von 3 Tage alten Bären haben die  $i_2$  den Alveolenrand erreicht und ragen mitunter schon etwas darüber hinaus. Aus

Schnitten wird ersichtlich, daß die Krone bereits völlig entwickelt ist und die Bildung des Zahnhalses eben beginnt. Bei einem etwa 6 Wochen alten Bären sind die  $\overline{i2}$  bereits um einen halben Millimeter länger als die  $\overline{i1}$  und somit die am weitesten entwickelten Zähne in diesem Stadium. Während sich im Oberkiefer die  $i2$  und  $i1$  nicht berühren, stehen sie im Unterkiefer dicht aneinandergedrängt. Allerdings sitzen im Milchgebiß auch im ausgebildeten Zustand die  $\overline{i2}$  noch auf der gleichen Bogenlinie wie die  $\overline{i1}$ , treten also nicht wie im definitiven Gebiß in Kulissenstellung.

### Durchbruch der $i2$

Über den Durchbruch des zweiten Schneidezahnpaares beim Braunbären findet sich in der Literatur nur die Angabe von Adolf (1949), wonach die oberen  $i2$  im Alter von 2 bis  $2\frac{1}{2}$  Monaten, die unteren bis zum 3. Monat durch das Zahnfleisch brechen.

Bei den Leipziger Braunbären durchstießen die  $i2$  im Oberkiefer entweder als erstes Zahnpaar oder nach den  $c$  als zweites Zahnpaar das Zahnfleisch. Seltener schieben sich zwischen die  $c$  und  $i2$  noch die  $p4$  ein. Nur ausnahmsweise gehen den  $i2$  die  $i1$  voran (vgl. S. 20). In einem Fall (0,1 v. d. „Blanca“ [1958]) ging den  $i2$  außer den  $c$  und  $p4$  noch der linke  $p3$  voran.

Auch im Unterkiefer brechen die  $i2$  als erste Schneidezähne durch, entweder als erste Milchzähne des Unterkiefers überhaupt oder nach den  $c$  bzw. den  $c$  und  $p4$ . Bei einer kleinen Anzahl Bären (bei 12,5 = 17 Bären von 86 nachprüfbaren Fällen) gingen die  $i3$  den  $i2$  voran. Ob in diesen Fällen auch die  $p3$  bereits erschienen waren, konnte bis auf ein zutreffendes Beispiel nicht entschieden werden.

Der früheste von mir festgestellte Durchbruchstag für die  $i2$  war der 47. Lebenstag (beide  $i2$  bei 0,1 v. d. „Octa“ [1958]). Aus dem Schneiderschen Material gehen aber noch frühere Daten hervor. Bei einem 1,0 v. d. „Hyänenbärin“ (1944) ergab eine Kontrolle am 44. Lebenstag bereits die Anwesenheit der  $c$  und  $i2$ , letztere waren schon rund 1 mm groß. Die beiden weiblichen Wurfgeschwister zeigten am 44. Lebenstag noch keine Zähne. Bei einer Kontrolle am 45. Lebenstag zeigte 1,0 v. d. „37er“ (1953) bereits beide  $i2$ , während der Wurfbruder an diesem Tage noch keine Zähne hatte. Auch 1,0 v. d. „Hyänenbärin“ (1943) hatte am 45. Lebenstag neben den  $c$  schon links den  $i2$ . Eine Kontrolle am 46. Lebenstag ergab

bei 1,0 v. d. „Kunde“ (1953) beide  $i2$ . Weitere Beobachtungen vom 48. Lebenstag (3,2 Bären) und 49. Lebenstag (1,2 Bären) liegen vor.

Im Unterkiefer wurde als frühester Durchbruchstermin der  $i2$  der 35. und 36. Tag bei 0,1 v. d. „37er“ (1957) notiert. Das ist das früheste Datum für das Erscheinen eines Milchzahnes überhaupt. Aus dem Schneiderschen Material ergibt sich als nächster der 42. Lebenstag, an dem die Kontrolle von 0,1 v. d. „Lotte“ (1945) die Anwesenheit beider  $i2$  ergab. Auch bei 1,0 v. d. „Kunde“ (1958) konnte der 42. Tag als Durchbruchstag für beide  $i2$  notiert werden.

Als Beispiele für sehr späten Durchbruch seien aufgeführt: Im Oberkiefer erschienen beide  $i2$  bei 2,0 v. d. „Lotte“ (1943) am 64. Tag, bei einem 1,0 v. d. „Cilly“ (1931) fehlten die  $i2$  noch am 66. Tag, bei der nächsten Kontrolle am 74. Lebenstag waren beide vorhanden. Im Unterkiefer erschienen am 70. Lebenstag bei 0,2 v. d. „Quinta“ (1953) die beiden  $i2$ , bei 0,1 v. d. „Magna“ (1950) beide  $i2$  am 78. Tag, dem männlichen Geschwistertier fehlten beide noch am gleichen Tag. Bei einem Wurf der „Hellen“ (1928) erschienen die  $i2$  außerordentlich spät: bei 1,0 zwischen dem 63. und 68., bei 0,1 zwischen dem 71. und 75. und bei 1,1 Wurfgeschwister alle  $i2$  am 94. Lebenstag. Im Oberkiefer waren bei diesem Wurf die  $i2$  zu normaler Zeit durchgebrochen.

Folgende Tabelle gibt die 1957/58 notierten Daten für den Durchbruch der  $i2$  (Alter der Bären in Lebenstagen) an:

$i2$	Oberkiefer		Unterkiefer	
	r.	l.	r.	l.
1,0 v. d. „Magna“ 1957 .....	58	58	49	49
1,0 v. d. „Magna“ 1958 („Lottrich“) ...	51	51	54	63
1,0 v. d. „Magna“ 1958 („Bill“) .....	56	55	53	53
1,0 v. d. „Kunde“ 1958 .....	51	48	42	42
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Wuff“) .....	51	51	49	50
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Charlie“) ...	52	52	48	48
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Dick“) .....	54	54	53	53
0,1 v. d. „Blanca“ 1958 .....	62	62	50	50
0,1 v. d. „Blanca“ 1957 .....	63	60	vor dem 57	
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Gilja“) .....	47	47	49	49
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Janne“) .....	49	49	45	45
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Nackenfleck“) .....	54	48	45	46
0,1 v. d. „Parva“ 1957 .....	51	51	47	46
0,1 v. d. „37er“ 1957 .....	52	52	35	36
14 (7,7) Bären	früh.: 47. a Tg spät.: 63. Tag		früh.: 35. Tag spät.: 63. Tag	



Die entsprechenden Zähne eines Kiefers brechen häufig am gleichen oder an aufeinanderfolgenden Tagen durch das Zahnfleisch. Es kann aber eine Differenz bis zu  $1\frac{1}{2}$  Wochen dazwischenliegen („Lottrich“ im Unterkiefer).

Von 114 nachprüfbaren Fällen (66,48 Bären) erschienen in 98 (56, 42) die  $i2$  des Oberkiefers vor denen des Unterkiefers, und nur in 15 (9, 6) war es umgekehrt. In einem Fall brachen nach dem rechten  $i2$  zunächst die unteren  $i2$  vor dem linken  $i2$  durch.

Mit dem Durchbruch der  $i2$  des Oberkiefers ist demnach in der 7. bis 9. Lebenswoche zu rechnen. Die meisten Durchbruchdaten liegen zwischen dem 48. und 55. Lebenstag. Auch im Unterkiefer erscheinen die  $i2$  in der 7. bis 11. Lebenswoche. Die meisten Durchbruchdaten liegen hier zwischen dem 48. und 53. Lebenstag. Der Durchbruch erfolgt also in beiden Kiefern wesentlich früher als von Adolf (1949) angegeben.

#### Ausfall der $i2$

Auch die  $i2$ , besonders die des Unterkiefers, verschwinden häufig schon vorzeitig, etwa ab Beginn des 4. Lebensmonats, weil die Kronen abbrechen. Bei den 1957 beobachteten Bären zeigen die Röntgenaufnahmen im Fall der 0,1 v. d. „37er“ (vgl. Abb. 5, S. 24) ebenso wie bei dem 1,0 v. d. „Magna“, daß der Verlust der  $i2$  am 120./127. bzw. 153./121. Lebenstag durch Abbrechen der Kronen erfolgte.

Die im Zahnfleisch verbliebenen Wurzelstümpfe wurden resorbiert. Es konnte nicht beobachtet werden, daß ein Teil der Stümpfe durch die nachrückenden Ersatzzähne herausgeschoben wurde.

Beim Wechsel der  $i2$  kann in beiden Kiefern beobachtet werden, daß die Milchzähne von den ihnen folgenden bleibenden Zähnen aus dem Zahnfleisch geschoben werden. Dabei kann es vorkommen, daß die schwarz gewordenen Kronenreste der Milchzähne mehr als 3 Wochen vor den durch das Zahnfleisch gebrochenen Ersatzzähnen im Zahnfleisch stecken und sichtbar sind, bis sie abgerissen werden. Solche Fälle sind durchaus nicht selten. Daraus folgt, daß der Beginn des physiologischen Zahnausfalls meist nur kurze Zeit vor dem Durchbruch der Ersatzzähne liegt, oft aber mit diesem zusammenfällt (Ende des 6., Anfang des 7. Lebensmonats). Der Beginn der Wurzelresorption, induziert von dem sich ausbildenden Ersatzzahn,

scheint — nach Röntgenaufnahmen — in beiden Kiefern zu Beginn des 5. Lebensmonats zu liegen (vgl. Abb. 8 und 9).

Die folgende Tabelle gibt das Alter der Bären am Tage des Ausfalls an, in Klammer gesetzt ist die Funktionsdauer des Zahnes in Tagen.

	Oberkiefer		Unterkiefer	
	r.	l.	r.	l.
	zwischen			
1,0 v. d. „Magna“ 1957 .....	219/225 (—)	230 (172)	153 (104)	121 (72)
1,0 v. d. „Kunde“ 1957 .....	198 (—)	205 (—)	200 (—)	200 (—)
1,0 v. d. „Blanca“ 1958				
(„Wuff“) .....	217 (166)	220 (169)	221 (170)	163 (113)
1,0 v. d. „Blanca“ 1958				
(„Dick“) .....	?	?	172 (119)	222 (169)
0,1 v. d. „Blanca“ 1958 .....	220 (158)	?	176 (126)	219 (169)
0,1 v. d. „Octa“ 1957 .....	?	?	119 (—)	107 (—)
0,1 v. d. „Octa“ 1958				
(„Gilja“) .....	190 (143)	190 (143)	181 (132)	189 (140)
0,1 v. d. „Octa“ 1958				
(„Janne“) .....	?	?	151 (106)	153 (108)
0,1 v. d. „Parva“ 1957 .....	197 (146)	200 (149)	179 (132)	180 (134)
0,1 v. d. „37er“ 1957 .....	193 (141)	193 (141)	120 (85)	127 (91)

Die Funktionsdauer der  $i_2$  kann im Oberkiefer bis 6 Monate betragen, im Unterkiefer währt sie 3 bis  $5\frac{1}{2}$  Monate.

### Durchbruch der $I_2$

Die  $i_2$  werden beim Braunbären nach den  $i_1$  gewechselt (Ausnahmen s. S. 26). Fast stets erscheinen zunächst die  $I_2$  des Unterkiefers, dann die des Oberkiefers. Lediglich bei 0,1 v. d. „Hyänenbärin“ (1942) waren die  $\underline{I_2}$  vor den  $\overline{I_2}$  durch das Zahnfleisch gestoßen.

Während im Oberkiefer die  $I_2$  auf der gleichen Bogenlinie wie die  $I_1$  stehen, brechen im Unterkiefer, wie man schon beim jugendlichen Schädel an der Lage der Alveolen erkennen kann, die  $I_2$  etwas lingual durch Kiefer und Zahnfleisch = Kulissenstellung der  $\overline{I_2}$ . An lebenden Bären ist diese Kulissenstellung nicht immer klar zu erkennen. Die Krone der  $\overline{I_2}$  kommt sehr weit nach vorn, weil der ganze Zahn stärker als die anderen Schneidezähne nach vorn

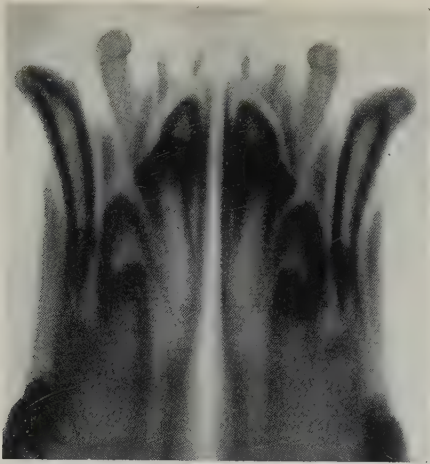


Abb. 8. Unterkiefer von 1,0 v. d. „Magna“ (1957) am 153. Lebenstag (Röntgenaufnahme) i1 und i2 abgebrochen, die Wurzeln noch im Kiefer, die der i1 schon stark resorbiert

geneigt ist. Während im Milchgebiß zwischen den Schneidezähnen beider Kiefer Zwischenraum vorhanden ist, berühren sich die Schneidezähne des bleibenden Gebisses. Wie Schnitte durch die Kiefer eines 3 Tage alten Braunbären zeigen, haben die I2-Anlagen in beiden Kiefern das Glockenstadium erreicht. Die I2-Anlagen beider Kiefer hängen noch an der Schmelzleiste, die bis an das Mundepithel zu verfolgen ist. Sie sind in beiden Kiefern annähernd



Abb. 9. Oberkiefer von 0,1 v. d. „Blanca“ (1957) am 129. Lebenstag (Röntgenaufnahme) Resorption der Wurzeln der i2 durch nachrückende I2



gleich entwickelt und liegen medial-lingual von den entsprechenden Milchzahnanlagen mit diesen in einer Alveole.

Wie bei den I1-Anlagen beginnt die Verkalkung der I2-Keime am Anfang des zweiten Lebensmonats. Jedenfalls sind die I2 beider Kiefer erstmalig im Röntgenbild eines 40 Tage alten Bären zu erkennen. Um die Mitte des 5. Lebensmonats haben die  $\overline{I2}$  den Alveolenrand erreicht, am Ende des 5. bis Anfang des 6. Monats ebenfalls die I2. Auch bei den I2 zeigt sich vor allem im Oberkiefer der Durchbruch durch das Zahnfleisch mit mächtiger Vorwölbung und bläulicher Verfärbung des Zahnfleisches an.

Folgende Durchbruchstage wurden notiert:

I2	Oberkiefer		Unterkiefer	
	r.	l.	r.	l.
1,0 v. d. „Magna“ 1957 .....	zwischen 219/225		182	184
1,0 v. d. „Kunde“ 1957 .....	197	198	187	188
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Wuff“)	217	217	196	194
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Dick“)	?	?	194	196
0,1 v. d. „Blanca“ 1958 .....	215	?	191	188
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Gilja“)	188	188	zwischen	152/166
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Janne“)	?	?	171	170
0,1 v. d. „Octa“ 1957 .....	?	?	157	157
0,1 v. d. „Parva“ 1957 .....	196	196	167	169
0,1 v. d. „37er“ 1957 .....	191	190	175	177
10 (4,6) Bären	früh.: 188. Tag spät.: 219./225. T.		früh.: 157. Tag spät.: 196. Tag	

Die aus dem Schneiderschen Material ersichtlichen Beobachtungen für den Durchbruch der I2 weisen Daten auf, die in der von mir beobachteten Spanne liegen. Lediglich für die I2 konnte bei 0,1 v. d. „Hyänenbärin“ (1942) der Durchbruch früher ermittelt werden. Er muß sich zwischen dem 168. und 175. Lebenstag ereignet haben. Dieses weibliche Jungtier ist auch das einzige, bei dem die I2 vor den  $\overline{I2}$  erschienen, weil im Oberkiefer ein abnorm früher  $\overline{\text{Durchbruch}}$  der I2 vorgelegen hat.

Der Durchbruch der I2 vollzieht sich also im Unterkiefer in der Zeit von Beginn des 6. bis Anfang des 7. Lebensmonats, im Oberkiefer von Beginn des 7. bis Anfang des 8. Monats. Während Inukai und Mukasa (1934) für den Durchbruch der I2 den 5. und Pohle

(1923) den 9. Lebensmonat angeben, kommt Adolf (1949) etwa zum gleichen Ergebnis wie die vorliegende Arbeit mit dem Unterschied, daß seiner Ansicht nach zunächst die I2 (6. bis 7. Monat) und dann die  $\overline{I2}$  (7. bis 8. Monat) erscheinen. Aus seiner Arbeit geht nicht hervor, daß tägliche Kontrollen erfolgten.

Die I2 sind im Oberkiefer kaum, im Unterkiefer aber bedeutend kräftiger entwickelt als die I1, wenngleich sie niemals die Größe der I3 erreichen. Die  $\overline{I2}$  ähneln den I1 sehr, sie sind nur etwas kräftiger. Das distale Höckerchen ist nicht immer so deutlich entwickelt wie bei den I1. Im Unterkiefer sind die I2 reicher differenziert als die I1. Die Krone der  $\overline{I2}$  hat drei Höcker: einen sehr kräftigen mittleren, einen sehr flachen, medial davon, und einen deutlichen Nebenhöcker distal nahe der Basis. Die Abnutzung der I2 erfolgt ebenso wie die der I1. Das Profil der Kronen geht im Alter verloren, die Kronen werden zu mehr oder weniger planen Flächen abgekaut.

### 3. Die distalen Schneidezähne

Die i3 sind in beiden Kiefern die kräftigsten Schneidezähne, die  $\overline{i3}$  die größten Schneidezähne des Milchgebisses überhaupt.

Die Krone der i3 ist zwar noch meißelförmig gestaltet, da sie aber etwas nach distal-palatinal abgebogen ist, wirkt sie schon hakenartig, wodurch eine Ähnlichkeit mit den c entsteht. Die Krone ist einspitzig, der mächtige palatinal Wulst bildet an den Übergangsstellen nahe der Basis der Kronenspitze kleine Höcker.

Die Krone der  $\overline{i3}$  trägt zwei Höcker, einen kräftigeren in der Mitte und einen kleineren, unterschiedlich ausgebildeten, distal an der Basis. Ein lingualer Wulst verbindet diesen kleinen Höcker mit der medialen Seite des großen.

Die Wurzel der  $\overline{i3}$  ist nur wenig seitlich komprimiert, aber labial abgeplattet. Sie verläuft nahezu gerade. Die Wurzel der  $\overline{i3}$  ist labial-palatinal leicht komprimiert, labial etwas abgeplattet und verläuft an der Wurzelspitze stark nach palatinal abgebogen. Die Wurzel der oberen i3 ist bedeutend länger als die der i3 des Unterkiefers.

#### Zahnmaße:

Oberkiefer (16 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 4,1 bis 5,5 mm

palatinal-labial: 3,5 bis 5,0 mm

Zahnlänge: 17,0 bis 24,7 mm

Unterkiefer (21 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 2,9 bis 4,7 mm

lingual-labial: 2,7 bis 3,7 mm

Zahnlänge: 15,0 bis 18,0 mm

## Entwicklung der $i3$

### Oberkiefer

Am Schädel von 3 Tage alten Braunbären haben die  $i3$  noch nicht den Alveolenrand erreicht. Schnitte durch die Kiefer eines 3 Tage alten Bären zeigen, daß die  $i3$  in der Entwicklung hinter den beiden vorderen Schneidezähnen zurückgeblieben sind. Die Kronenspitze der  $i3$  liegt noch tiefer als die der anderen Schneidezähne. Die Dentinbildung hat sich noch nicht über die gesamte Krone erstreckt, sondern fehlt an den basalen Teilen. Eine Wurzel ist noch nicht ausgebildet. Bei einem Schädel eines etwa 6 Wochen alten Bären haben die  $i3$  sich eben über den Alveolenrand erhoben.

### Unterkiefer

Auch im Unterkiefer eines 3 Tage alten Bären liegen die  $i3$  noch wesentlich tiefer in der Alveole als die  $i2$ . Wie bei den dritten Schneidezähnen des Oberkiefers ist auch hier die Dentinbildung auf die Kronenspitze beschränkt. Eine Wurzel fehlt noch. Bei einem etwa 6 Wochen alten Bären haben sich die  $i3$  etwa 1 mm über den Alveolenrand erhoben, sind also weiter entwickelt als die entsprechenden Zähne des Oberkiefers.

Während im Unterkiefer sich das dritte Schneidezahnpaar dicht an das zweite anlehnt, ist im Oberkiefer wie schon zwischen den beiden mittleren Schneidezahnpaaren wiederum eine Knochenbrücke von mehr als 1 mm vorhanden.

### Durchbruch der $i3$

Über die Durchbruchszeit des dritten Schneidezahnpaares liegt in der Literatur nur die Angabe von Adolf (1949) vor, wonach es im Alter von 2 bis  $2\frac{1}{2}$  Monaten erscheint. Nach Adolf sind die  $i3$  die ersten Schneidezähne, die durch das Zahnfleisch stoßen. Sein Befund steht im Gegensatz zu dem in Leipzig beobachteten Tatbestand. Bei den hier untersuchten Bären brachen die  $i3$  stets erst nach den  $i2$  durch das Zahnfleisch. Ausnahmen wurden nicht gefunden. Im Unterkiefer liegt der Durchbruch der  $i3$  ebenfalls in der Regel nach dem der  $i2$ . Jedoch kommen hier auch umgekehrte Verhältnisse vor, von 89 in dieser Hinsicht nachprüfbar Fällen brachen 12mal (8,4 Bären) die  $i3$  vor den  $i2$  durch das Zahnfleisch. In einem Falle (0,1 v. d. „37er“ [1952]) brachen  $i2$  und  $i3$  des linken Kiefers zusammen durch.

1957/58 ereignete sich der Durchbruch der  $i3$  wie folgt:

$i3$	Oberkiefer		Unterkiefer	
	r.	l.	r.	l.
1,0 v. d. „Magna“ 1957 .....	75	77	80	80
1,0 v. d. „Magna“ 1958 („Lottrich“) ...	65	72	75	73
1,0 v. d. „Magna“ 1958 („Bill“) .....	67	68	74	72
1,0 v. d. „Kunde“ 1958 .....	72	71	59	55
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Wuff“) .....	66	66	68	69
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Charlie“) ....	62	65	71	70
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Dick“) .....	64	64	75	76
0,1 v. d. „Blanca“ 1958 .....	80	79	73	73
0,1 v. d. „Blanca“ 1957 .....	63	63	66	65
0,1 v. d. „Octa“ 1957 .....	vor dem 59		65	61
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Gilja“) .....	62	58	55	57
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Nackenfleck“) ..	70	75	59	59
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Janne“) .....	52	53	61	61
0,1 v. d. „Parva“ 1957 .....	59	60	65	65
0,1 v. d. „37er“ 1957 .....	60	61	74	69
15 (7,8) Bären	früh.: 52. Tag spät.: 80. Tag		früh.: 55. Tag spät.: 80. Tag	

Die von Schneider beobachteten Durchbruchdaten ordnen sich in die hier bekanntgegebenen ein. Nur für den Oberkiefer wurden frühere Termine festgestellt: 1,0 v. d. „Octa“ (1953) und 0,1 v. d. „Blanca“ (1934) zeigten bei einer Kontrolle am 51. Lebenstag bereits beide  $i3$ . Besonders späte Durchbruchdaten ergaben sich für den Oberkiefer nicht.

Danach ist mit dem Erscheinen der  $i3$  im Oberkiefer im 2. Lebensmonat bis zur ersten Hälfte des 3. zu rechnen — die Spitze liegt zwischen dem 58. und 73. Lebenstag — und im Unterkiefer vom Ende des 2. bis Mitte des 3. Lebensmonats mit der Spitze zwischen dem 60. und 75. Lebenstag. In der Regel brechen die  $i3$  des Oberkiefers vor den  $i3$  des Unterkiefers durch. Von 72 nachprüfbaren Fällen (31,41) erschienen 67mal die  $i3$  vor den  $i\bar{3}$  (30,37), 5mal war es umgekehrt (1,4).

Im allgemeinen scheinen die  $i3$  nicht so zum Abbrechen zu neigen wie die mittleren Schneidezahnpaare. Von den 1958 untersuchten Bären hat nur 1,0 v. d. „Magna“ („Lottrich“) am Ende des 6. Lebensmonats beiderseits die  $\bar{c}$  und  $i\bar{3}$  verloren. Im Jahre vorher hatte 0,1 v. d. „Blanca“ bereits im 4. Lebensmonat den linken  $i3$  ver-



loren (vgl. Abb. 3, S. 18). Der physiologische Zahnausfall liegt unmittelbar vor dem Erscheinen der Ersatzzähne, kann auch bereits 2 bis 3 Wochen vorher beginnen. Wie beim Wechsel des zweiten Schneidezahnpaares kann der Milchzahn noch einige Zeit nach dem Erscheinen des Ersatzzahnes vor diesem im Zahnfleisch stecken und sichtbar sein. Schneider beobachtete bei 1,0 v. d. „28er“ (1947), daß die  $i3$  noch 3 Wochen nach dem Durchbruch der definitiven dritten Schneidezähne vorhanden waren.

Die folgende Tabelle gibt das Alter der Bären am Ausfallstage der  $i3$  an — in Klammern gesetzt ist wiederum die Funktionsdauer des Milchzahnes.

	Oberkiefer		Unterkiefer	
	r.	l.	r.	l.
1,0 v. d. „Magna“ 1957 .....	232 (157)	242 (167)	248 (168)	244 (164)
1,0 v. d. „Kunde“ 1957 .....	245 (—)	249 (—)	242 (—)	236 (—)
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Gilja“) .	?	?	200 (145)	207 (150)
0,1 v. d. „Parva“ 1957 .....	232 (173)	248 (188)	241 (176)	237 (172)
0,1 v. d. „37er“ 1957 .....	218 (158)	225 (148)	222 (148)	222 (153)

Der Ausfall der  $i3$  kann auch noch etwas später erfolgen. Bei 2,1 v. d. „Blanca“ (1958) waren am 251. Lebenstag noch alle  $i3$  vorhanden. Die Funktionsdauer der  $i3$  währte im Oberkiefer 5 bis 6 Monate, im Unterkiefer  $4\frac{3}{4}$  bis fast 6 Monate.

### Durchbruch der $i3$

Die äußeren Schneidezähne werden beim Braunbären als letztes Schneidezahnpaar gewechselt. Obwohl in beiden Kiefern ihr Durchbruch durch das Zahnfleisch nahezu gleichzeitig erfolgt und die  $\overline{I3}$  sogar oft etwas eher durch das Zahnfleisch stoßen und sich früher über den Alveolenrand erheben, befinden sich in den Kiefern der 3 Tage alten Tiere die Anlagen der  $I3$  auf ganz unterschiedlicher Entwicklungshöhe. Während die  $\overline{I3}$  bereits das Glockenstadium erreicht haben und fast ebensoweit entwickelt sind wie die  $\overline{I2}$ , befinden sich die  $\overline{I3}$  noch im Knospenstadium, wenn auch das Schmelzorgan sich eben auszubilden beginnt. Der Durchbruch durch den Kiefer erfolgt aber im Unterkiefer schon am Ende des 6., Anfang des 7. Monats, im Oberkiefer erst Mitte des 7. Lebensmonats. Während im Oberkiefer alle Schneidezähne ungefähr auf einer

Bogenlinie stehen, sitzen im Unterkiefer die I3 auf der gleichen Linie mit den I1, indessen die I2 etwas weiter lingual stehen.

Folgende Durchbruchdaten wurden für I3 notiert:

I3	Oberkiefer		Unterkiefer	
	r.	l.	r.	l.
1,0 v. d. „Magna“ 1957 .....	262	253	247	246
1,0 v. d. „Kunde“ 1957 .....	247	251	228	232
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Gilja“)	?	?	202	219
0,1 v. d. „Parva“ 1957 .....	239	248	242	239
0,1 v. d. „37er“ 1957 .....	223	225	222	222

Das Schneidersche Material enthält nur wenig Daten über den Durchbruch der I3. Im Unterkiefer von 0,1 v. d. „Hyänenbärin“ (1946) stellte er am 203. Lebenstag beide I3 fest. Weitere Notizen über das Erscheinen der  $\overline{I3}$  zwischen dem 218. und 225. Tag liegen von 14 Bären vor. Bis ungefähr zum 250. Lebenstag scheint der Zahnwechsel bei den äußeren Schneidezähnen im Unterkiefer abgeschlossen zu sein, so daß der Ersatz der  $\overline{I3}$  Ende des 7. bis zum Ende des 8. Lebensmonats erfolgt. Im Oberkiefer erscheinen die I3 in der Regel etwas später, in der Zeit von Mitte des 8. bis Anfang des 9. Monats. Im Schneiderschen Material finden sich Aufzeichnungen, die bei 10 Bären auf einen Durchbruch vom 230. bis 274. Tag hinweisen.

Inukai und Mukasa (1934) geben als Durchbruchszeit nach Museumsmaterial für die I3 den 5. Lebensmonat an, Pohle (1923) den 14. ( $\overline{I3}$ ) und 15. ( $\underline{I3}$ ) Monat — vermutlich auf Grund ungenauer Altersbestimmung des Materials. Auch Adolf (1949) stellte nach seinen Beobachtungen an lebenden Bären den 10. bis 12. Lebensmonat fest. Bei den Leipziger Bären wurde niemals ein so verzögerter Durchbruch der I3 beobachtet.

Die I3 sind sowohl im Ober- als auch im Unterkiefer die kräftigsten und größten Schneidezähne. Die  $\underline{I3}$  wirken durch ihre verlängerte Hauptzacke eckzahnartig, vor allem wenn die Nebenzacken infolge Abnutzung verschwunden sind. Sie haben eine große, nach palatinal-distal abgebogene Hauptzacke, die sich etwa 10 mm, gemessen von der Mitte des palatinalen Wulstes, erhebt. Medial ist in halber Höhe der Hauptzacke ein kleiner Nebenhöcker an der Stelle ausgebildet, an der der den Zahn palatinal umgebende Wulst in die Krone mündet. An noch nicht abgenutzten Zähnen ist

meist auch distal an der Stelle, wo der Wulst in die Krone mündet, ein kleiner Höcker zu erkennen. An älteren Schädeln fehlt der Höcker durch Einwirkung des jeweiligen unteren Eckzahnes. Im Gebiß alter Bären ist die Hauptzacke mitunter bis zur Hälfte abgekaut.

Die  $\overline{i3}$  ähneln den anderen Schneidezähnen des Unterkiefers mehr als den  $\overline{c}$ . Es ist eine Hauptzacke ausgebildet, distal davon eine Nebenzacke, beide durch eine etwa 2 mm tiefe Furche deutlich voneinander geschieden. Diese ist als Kerbe auch noch bei stark abgekauten Zähnen zu erkennen.

## II. Eckzähne

Die Eckzähne sind auch im Milchgebiß des Braunbären die längsten und kräftigsten Zähne des Vordergebisses, wenn auch der Unterschied zu den  $i3$  nicht so groß ist wie zwischen den entsprechenden Zähnen des bleibenden Gebisses. In beiden Kiefern ist die Krone der  $\overline{c}$  nach distal gebogen, so daß die Milcheckzähne eine hakenartige Krone tragen. Sie ist bei den Eckzähnen beider Kiefer nicht von der Wurzel abgesetzt. Im übrigen ähneln sich die  $\overline{c}$  und  $\overline{\overline{c}}$  außerordentlich, bei den  $\overline{\overline{c}}$  ist der mediale Nebenhöcker nur deutlicher ausgebildet als bei den Eckzähnen des Oberkiefers. Auch ist bei den  $\overline{\overline{c}}$  der Durchmesser von medial nach distal stets ein wenig größer. Abschleifstellen durch Einwirkung von  $i3$  und  $\overline{c}$  an der medialen und distalen Seite, an denen man meist im bleibenden Gebiß sofort die  $\overline{\overline{C}}$  von den Partnern des Oberkiefers, die nur an der distalen Seite eine solche tragen, unterscheiden kann, vermochte ich nicht festzustellen. Koby (1952) konnte dagegen beim Höhlenbären die isolierten Eckzähne des Milchgebisses an den Schleifspuren gut unterscheiden.

Die Wurzeln der Eckzähne beider Kiefer laufen nahezu gerade in die betreffenden Kiefer. Durch die schräge Lage der Zähne weisen sie aber in distale Richtung. In beiden Kiefern sind die Wurzeln der Eckzähne besonders aber im unteren Teil nach labial abgebogen, so daß die inneren Wurzelseiten konvex sind. Sowohl beim oberen als auch beim unteren Eckzahn sind die Wurzeln seitlich komprimiert.

Zahnmaße:

Oberkiefer (22 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 5,5 bis 7,8 mm

palatinal-labial: 4,1 bis 5,8 mm

Zahnlänge: 25,2 bis 38,2 mm

Unterkiefer (21 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 6,4 bis 8,5 mm

lingual-labial: 4,0 bis 5,3 mm

Zahnlänge: 26,5 bis 34,7 mm

Die  $c$  sind in beiden Kiefern diejenigen Milchzähne, die die längste Funktionsdauer haben. Sie erscheinen häufig als erste Zähne des Milchgebisses und werden stets als letzte gewechselt.

### Entwicklung der $c$

Am Schädel von 3 Tage alten Braunbären haben die  $c$  beider Kiefer den Alveolenrand noch nicht erreicht. Schnitte durch die Kiefer eines gleichaltrigen Bären zeigen, daß zu dieser Zeit die  $c$  mit den  $i1$  die am weitesten entwickelten Milchzähne sind. Die Krone ist bei allen Eckzähnen bereits entwickelt, die Wurzel beginnt sich eben zu bilden, im Unterkiefer ist sie um ein wenig voraus. Entsprechend ihrer Größe beanspruchen die  $c$  beim jungen Bären den meisten Platz in den Kiefern. Bei einem etwa 6 Wochen alten Braunbären haben in beiden Kiefern die  $c$  den Alveolenrand um etwa 2 mm überschritten. Während sie damit im Unterkiefer erst halb so groß sind wie die ersten beiden Schneidezahnpaare, haben sie im Oberkiefer fast die Größe der  $i1$  erreicht.

Die  $c$  sind, von medial gesehen, die ersten Zähne des Maxillare. Zwischen ihnen und den letzten Zähnen des Intermaxillare, den  $i3$ , ist — am Kiefer gemessen — eine Lücke von zunächst etwa 3 mm, die sich dann beim ausgebildeten Milchgebiß auf rund 5 mm erweitert hat. Darin werden die  $\bar{c}$  bzw.  $\bar{C}$  aufgenommen. Im Unterkiefer ist die entsprechende Lücke kaum 1 mm groß. Die Aufnahme der  $i3$  ist möglich, weil die Krone der  $\bar{c}$  nach distal abgebogen ist.

Die von Schneider beobachteten Durchbruchdaten ordnen sich im allgemeinen in die hier angegebenen ein. Die  $c$  konnten aber bei 0,1 v. d. „Lotte“ (1942) und 1,0 v. d. „Hyänenbärin“ (1938) früher festgestellt werden. Der Durchbruch mußte unmittelbar vor der Kontrolle erfolgt sein, so daß der 43. oder 42. Lebenstag frühestens für den Durchbruch in Frage kommt. Im Unterkiefer mag der 45. Lebenstag (0,2 v. d. „Octa“ [1958]) ein sehr früher Zeitpunkt sein. Als Beispiele für verzögerten Zahndurchbruch seien genannt: 2,0 v. d. „Lotte“ (1943) besaßen am 64. Lebenstag noch keine  $\bar{c}$ ; bei einem 1,0 v. d. „Druschka“ (1940) brach der linke  $\bar{c}$  am 70. Lebenstag durch das Zahnfleisch, der rechte mußte bereits wesentlich



früher erschienen sein, denn er hatte sich zu diesem Zeitpunkt bereits 0,5 cm über das Zahnfleisch erhoben. Im Oberkiefer sind keine abnorm verzögerten Durchbrüche notiert worden. Die Variationsspanne der Durchbruchszeit ist für die c beider Kiefer im Verhältnis zu der der Schneidezähne wesentlich geringer. Die c beider Seiten eines Kiefers erscheinen häufig am gleichen Tage.

Für die c wurden folgende Durchbrüche notiert (Alter der Bären in Lebenstagen).

c	Oberkiefer		Unterkiefer	
	r.	l.	r.	l.
1,0 v. d. „Magna“ 1957 .....	49	49	57	57
1,0 v. d. „Magna“ 1958 („Lottrich“) ...	50	50	52	52
1,0 v. d. „Magna“ 1958 („Bill“) .....	?	?	54	54
1,0 v. d. „Kunde“ 1958 .....	49	50	49	50
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Charlie“) ....	50	50	50	50
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Dick“) .....	52	54	58	56
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Wuff“) .....	53	53	58	57
0,1 v. d. „Blanca“ 1958 .....	54	54	57	57
0,1 v. d. „Blanca“ 1957 .....	?	?	58	?
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Gilja“) .....	vor dem	45	46	45
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Nackenfleck“)	vor dem	45	45	46
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Janne“) .....	vor dem	45	46	46
0,1 v. d. „Parva“ 1957 .....	45	45	52	52
0,1 v. d. „37er“ 1957 .....	48	48	53	53
14 (7,7) Bären	früh.: v. d. 45. Tag spät.: 54. Tag		früh.: 45. T. spät.: 58. T.	

Die Eckzähne brechen also im Oberkiefer von Beginn der 7. bis Ende der 8. Lebenswoche — Spitze zwischen dem 47. und 51. Lebenstag — und im Unterkiefer von Ende der 7. bis Anfang der 9. Lebenswoche — Spitze zwischen dem 48. und 55. Lebenstag — durch das Zahnfleisch. Von 47 nachprüfbaren Fällen (24,23) gingen 5mal die c des Oberkiefers denen des Unterkiefers voraus, bei 1,0 v. d. „Blanca“ (1958) erschienen alle c an einem Tage, bei 1,0 v. d. „Kunde“ (1958) brachen die rechten c beider Kiefer einen Tag vor den linken des Ober- und Unterkiefers durch.

Die c beider Kiefer sind die Milchzähne, die zuletzt gewechselt werden. Mitunter verschwinden sie aber bereits bei kaum halbjährigen Bären infolge Ausbeißen, und nur ein Zahnstumpf ist mitunter noch sichtbar.

Die folgende Tabelle bringt dazu einige Beispiele (Alter der Bären in Lebenstagen).

	Oberkiefer	
	r.	l.
0,1 v. d. „28er“ ..... 1946 .....	171	191 abgebrochen
0,1 v. d. „Hyänenbärin“ 1946 .....	162	176 abgebrochen
1,0 v. d. „Kunde“ ..... 1951 .....	226	226 abgebrochen
1,0 v. d. „Lotte“ ..... 1943 .....	274	— abgebrochen
1,0 v. d. „Blanca“ ..... 1958 .....	138	138 abgebrochen
1,0 v. d. „Kunde“ ..... 1951 .....	226	226 abgebrochen
1,0 v. d. „Hyänenbärin“ 1938 .....	—	230 abgebrochen
1,0 v. d. „Hyänenbärin“ 1942 .....	—	290 abgebrochen
1,0 v. d. „Lotte“ ..... 1943 .....	261	231 abgebrochen
1,0 v. d. „Lotte“ ..... 1943 .....	274	274 abgebrochen
1 0 v. d. „Magna“ ..... 1957 .....	—	271 abgebrochen
0,1 v. d. „37er“ ..... 1957 .....	—	260 abgebrochen
0,1 v. d. „Parva“ ..... 1957 .....	—	316 abgebrochen

Da nur wenige Bären noch in dem in Frage kommenden Alter untersucht wurden, ist sicher anzunehmen, daß die Fälle, bei denen die c vorzeitig abbrachen, wesentlich häufiger sind. Inwieweit diese hohe Zahl auf die Einwirkung von Gefangenschaftsverhältnissen zurückzuführen ist, kann ich mangels ausreichendem Vergleichsmaterial nicht beurteilen. Nach unseren Beobachtungen beißen sich die Bären die Eckzähne sowohl an den Gitterstäben der Käfige als auch bei den spielerischen Kämpfen miteinander aus.

Der physiologische Ausfall der c liegt zu Beginn des zweiten Lebensjahres der Bären. Nur bei 5 Bären wurden zu dieser Zeit noch Kontrollen durchgeführt. Fast in allen 5 Fällen waren die C längst durchgebrochen, als die c, die sich schon lange verfärbt hatten, endlich ausfielen. Das 0,1 v. d. „37er“ (1957) trug rechts im Oberkiefer über 4 Monate lang neben dem sich immer mehr hervorschiebenden C den c.

In folgender Tabelle sind sowohl die Durchbruchdaten der C als auch die Ausfallsdaten der c (in Klammern gesetzt) zusammengestellt (Alter der Bären in Lebenstagen).

#### Oberkiefer

- 1,0 v. d. „Cilly“ 1931, beide C vor dem 352. (am 460. Tag noch da)  
 1,0 v. d. „Bassy“ 1933, beide C um den 358. (?)

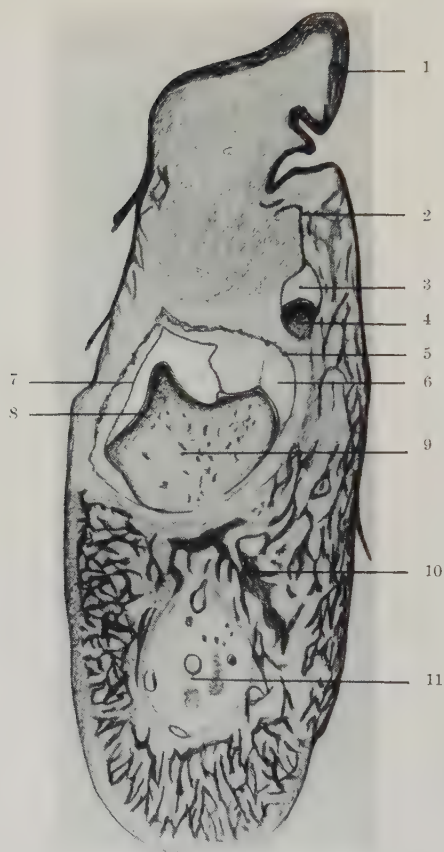


Abb. 10. Orientierungszeichnung für die mikroskopischen Ausschnitte  
Schnitt durch den rechten Unterkiefer eines 3 Tage alten Braunbären (Zeichnung)  
Schnittführung: medialer Anschnitt des Protoconids der p4-Anlage, etwa 20fach

1 Mundschleimhaut

2—4 Anlage des P4:

Rest der Zahnleiste	2
Schmelzpulpa	3
embryonische Pulpa	4

5—9 Anlage des p4:

äußere Schmelzzellen	5
Schmelzpulpa	6
innere Schmelzzellen	7
Dentin	8
embryonische Pulpa	9

10 Knochenlamellen

11 Canalis mandibulae

- 1,0 v. d. „Magna“ 1957, rechts 367 (423), links 366 (386)  
 0,1 v. d. „37er“ 1957, rechts 293 (nach dem 422), links 299 (397)  
 0,1 v. d. „Parva“ 1957, rechts 321 (nach dem 401), links 324 (nach dem 401)

#### Unterkiefer

- 1,0 v. d. „Cilly“ 1931, beide C vor dem 352. (am 460. Tag noch da)  
 1,0 v. d. „Bassy“ 1933, beide C vor dem 358. (am 358. Tag noch da)  
 1,0 v. d. „Magna“ 1957, rechts 403 (403), links 354 (271 abgebrochen)  
 0,1 v. d. „37er“ 1957, rechts 315 (396), links 295 (260 abgebrochen)  
 0,1 v. d. „Parva“ 1957, rechts 382 (363), links 305 (316 abgebrochen)

Mit dem physiologischen Zahnausfall ist im Oberkiefer Ende des 13. bis Ende des 15. Lebensmonats zu rechnen, im Unterkiefer von Beginn des 13. bis Ende des 15. Monats.



Abb. 11. Querschnitt durch den rechten Oberkiefer eines 3 Tage alten Braunbären  
 Schnittführung: Tangentialer Anschnitt der C-Anlage von medial  
 Lupenobjektiv 24 mm (Mikrosommar), etwa 30fach



### Entwicklung und Durchbruch der C

Bereits bei einem 3 Tage alten Bären sind die C-Anlagen mächtig entwickelt und allen anderen Ersatzzähnen weit voraus. In beiden Kiefern ist eine große Glocke ausgebildet, die noch an der Schmelzleiste hängt. Die Schmelzleiste ist bis unter das Mundepithel zu verfolgen. Sowohl bei den Eckzähnen des Ober- als auch des Unterkiefers hat die Bildung von Dentin begonnen, im Oberkiefer offenbar schon etwas früher als im Unterkiefer. Während bei der C-Anlage auch bereits die Schmelzabscheidung eingesetzt hat, beginnt diese eben bei der  $\overline{C}$ -Anlage.

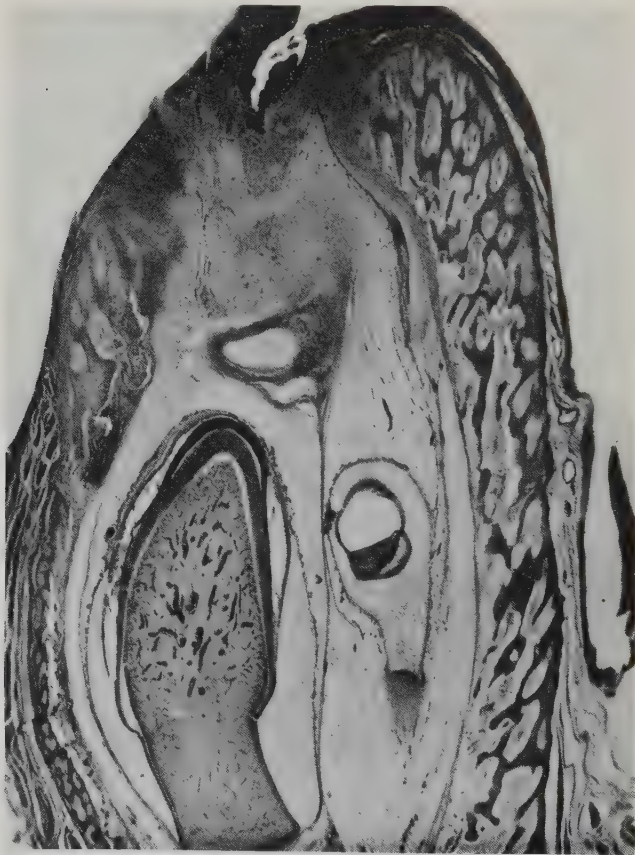


Abb. 12. Querschnitt durch den rechten Unterkiefer eines 3 Tage alten Braunbären  
Schnittführung: Medialer Anschnitt der C-Anlage  
Lupenobjektiv 24 mm (Mikrosummar), etwa 20fach

Im Oberkiefer liegt die C-Anlage über dem sich entwickelnden c, ein wenig nach palatinal verschoben. Im Unterkiefer liegt die C-Anlage nicht unter dem c — das wäre aus räumlichen Gründen auch nicht möglich —, sondern lingual ein wenig nach medial vorgerückt neben dem c. Die Spitze des  $\bar{C}$  weist in Richtung auf den  $\bar{i}l$ .

Im 9. bis 10. Lebensmonat der Bären brechen in beiden Kiefern die C durch den Knochen, sowohl im Ober- wie im Unterkiefer lingual, etwas nach medial vorgeschoben, von den Milcheckzähnen. Durch das Vorrücken der Ersatzzeckzähne wird die Resorption der Wurzel der Milcheckzähne stark induziert. Dadurch erklärt sich, daß die c häufig abbrechen.

Bei den 5 noch in dem zutreffenden Alter kontrollierten Bären erfolgte der Durchbruch durch das Zahnfleisch im Oberkiefer in der Zeit von Ende des 10. (293. Tag) bis Ende des 12. Lebensmonats (367. Tag), im Unterkiefer von Ende des 10. (295. Tag) bis Beginn des 14. Monats (403. Tag). Obwohl damit durchaus nicht die gesamte Schwankungsbreite erfaßt zu sein braucht, erscheinen mir die Angaben von Inukai und Mukasa (1934) — Durchbruch im 8. Monat — und von Pohle (1923) — Durchbruch im 16. bis 24. Monat — nicht den Tatsachen zu entsprechen, sondern durch falsche Altersschätzung des untersuchten Schädelmaterials entstanden zu sein. Adolf (1949) gibt als Durchbruchszeit für die C beider Kiefer den 10. bis 12. Lebensmonat an.

Aus dem mir zur Verfügung stehenden Material läßt sich nicht ablesen, ob die C des Ober- oder Unterkiefers häufiger als erste der bleibenden Eckzähne erscheinen.

Die bleibenden Eckzähne haben nicht die hakige Krone ihrer Milchvorgänger. Ihre Kronen sind konisch, besonders im Unterkiefer gleichmäßig nach distal gebogen. Die Wurzeln sind seitlich komprimiert. Die Abnutzung der Kronen beginnt deutlich merkbar erst einige Jahre nach dem Erscheinen der Zähne, kann aber bei alten Zoobären so weit fortgeschritten sein, daß die Kronen bis zur Basis abgeschliffen sind — die Pulpen sind meist durch Sekundärdentin verschlossen. Mitunter können die Eckzähne auch ganz ausgebissen sein; die Alveole hat sich dann wieder geschlossen.

### III. Backzähne des Milchgebisses

Die Braunbären haben im Milchgebiß meist 3 Backzähne in jedem Kiefer. Die Numerierung erfolgt von medial nach distal, so daß p<sup>21</sup>

<sup>1</sup> Der erste Lückenzahn p<sup>1</sup> wird nur einmal angelegt und gehört funktionell zum bleibenden Gebiß.

auf den Eckzahn folgt und p4 vor m1 liegt. Die Darstellung des Zahndurchbruchs erfolgt nach der räumlichen Aufeinanderfolge der Backzähne von distal nach medial und entspricht hier auch der zeitlichen Folge.

### 1. Die distalen Milchbackzähne p4

Das letzte Backzahnpaar ist im Milchgebiß das einzige, dem auf Grund der Größe der Zähne eine funktionelle Bedeutung zukommt, obwohl der junge Bär erst festere Nahrung kaut, wenn zur Unterstützung des letzten Milchbackzahnpaares die m1 erschienen sind, die sehr zeitig ausgebildet werden.

Die p4 sind die einzigen Milchbackzähne, die drei Wurzeln besitzen: eine palatinal, zwei labial. Die beiden labialen sitzen je unter einem der Haupthöcker des Zahnes, dem Paraconus (proximal) und dem Metaconus (distal). Während der Paraconus in der medial-distalen Achse ein wenig stärker ist, weist der dahinterliegende Metaconus einen größeren Durchmesser in der dazu senkrechten Achse auf. Beide Kegel erheben sich in nicht abgenutztem Zustand etwa 4 mm über die Basis der Krone. Bei den meisten Zähnen sind beim Wechsel die Spitzen der Kronen kaum abgestumpft, nur bei einem mir vorliegenden Schädel von einem 0,1 (126 Tage alt) sind sie bis zur Basis abgekaut. So starke Abnutzungserscheinungen sind sehr selten auch bei diesen Zähnen, die mit den Eckzähnen die einzigen Milchzähne überhaupt sind, an denen stärkere Abnutzungserscheinungen auftreten.

Die palatinal Seite der Krone ist ganz unterschiedlich ausgebildet. Meist kann man drei gut voneinander geschiedene gleich große Höckerchen erkennen. Ein andermal ist an ihrer Stelle ein Kamm mit einer ganzen Reihe von nur undeutlich geschiedenen Tuberkeln ausgebildet. Der Zahn wird ferner palatinal von einem Cingulum umgeben, das vor dem Paraconus bzw. hinter dem Metaconus in eine mehr oder weniger deutlich ausgebildete Cingulumspitze ausläuft. Auch das Cingulum kann in der Mitte drei winzige Tuberkel ausbilden.

Alle Wurzeln verlaufen divergierend, die distale stets etwas nach labial gekrümmt. Sie sind etwa 7 bis 9 mm lang, die Wurzel unter dem Paraconus meist ein wenig länger als die anderen, die unter dem palatinalen Kamm ist die kräftigste. Durch den nachrückenden P4, der genau unter seinem Milchvorgänger angelegt wird, werden die mediale und die labiale Wurzel stark resorbiert und bis zur Ansatzstelle zerstört. Der Milchzahn findet zuletzt nur durch die distale Wurzel Halt, die beim Ausfallen noch in halber Länge erhalten ist.

Die p4 des Unterkiefers sind die größten Milchzähne überhaupt. Sie besitzen zwei Wurzeln und fünf Haupthöcker: medial den Paraconid, dahinter labial den größten Höcker = Protoconid, lingual davon, eng angelehnt, aber stets deutlich getrennt, den Metaconid, distal davon den Endoconid, labial von letzterem den Hypoconid. Der Protoconid erhebt sich etwa 3,5 mm von der Kronenbasis. Endoconid und Hypoconid wirken gegen den

Paraconus des  $\overline{p4}$ , bei ihnen prägen sich am ehesten Abnutzungserscheinungen aus. Bei dem schon genannten weiblichen 126 Tage alten Bären waren von den Höckern nur noch die Grundflächen zu erkennen.

Die  $\overline{p4}$  sind nicht nur hinsichtlich ihrer Größe, sondern auch in der Ausgestaltung des Talonids recht unterschiedlich, nicht nur bei einzelnen Individuen, sondern auch in den beiden Kiefern eines Tieres. So können zwischen Endoconid und Metaconid eine kleine Zacke und zwischen Endoconid und Hypoconid eine weitere auftreten, wenn nicht an Stelle der beiden letzten mehrere kleine, flache Höckerchen ausgebildet sind.

Die beiden Wurzeln, von denen die distale die stärkere ist, sind nach labial gebogen, 10 bis 11 mm lang, die distale ein wenig länger als die mediale.

#### Zahnmaße:

Oberkiefer (19 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 9,0 bis 11,0 mm

palatinal-labial: 6,4 bis 8,0 mm

Zahnlänge (Paraconus-längste Wurzel): 12,0 bis 15,1 mm

Unterkiefer (20 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 9,3 bis 11,8 mm

lingual-labial: 4,4 bis 5,9 mm

Zahnlänge (Protoconid-längste Wurzel): 15,0 bis 18,8 mm

#### Entwicklung der $\overline{p4}$

##### Oberkiefer

Im Oberkiefer von 3 Tage alten Tieren ist die  $\overline{p4}$ -Anlage deutlich in der Zahnfurche zu erkennen (die Bildung von Alveolen hat im Backzahnbereich noch nicht stattgefunden). Aus Schnitten durch den Kiefer eines 3 Tage alten Bären wird ersichtlich, daß die Dentinbildung sich an allen Spitzen findet, am Paraconus und Metaconus am stärksten, die Schmelzbildung aber nur an den beiden letztgenannten Höckern. Die Bildung der Wurzeln hat noch nicht begonnen. Über dem Paraconus ist die sonst noch gut ausgebildete Schmelzpulpa schon in Auflösung begriffen, und die Spitze dieses Höckers steht kurz vor dem Durchbruch durch den Kiefer. Bei einem 6 Wochen alten Bären haben Paraconus und Metaconus sich ein wenig über den Kiefferrand erhoben.

##### Unterkiefer

Der Protoconid des  $\overline{p4}$  hat bereits beim 3 Tage alten Bären den Kiefferrand erreicht. Schnitte durch den Kiefer zeigen, daß am



Protoconid eine starke Schmelzschicht entwickelt ist, eine schwächere am Metaconid. Am Talonid beginnt sich eben Schmelz zu bilden. Die Dentinbildung ist ebenfalls nur auf die Höcker beschränkt. Die Wurzeln sind noch nicht ausgebildet.

Bei einem etwa 6 Wochen alten Bären ragt der Protoconid bereits mehr als 1 mm über den Alveolenrand hinaus, d. h. ebenso weit wie die c.

#### Durchbruch der p4

In beiden Kiefern brechen die p4 sehr zeitig durch das Zahnfleisch, in der Regel nach den c und vor oder nach den mittleren Schneidezähnen (i2). Bei 1,0 v. d. „Hyänenbärin“ (1953) waren die  $\overline{p4}$  die ersten Milchzähne, die erschienen, bei 1,1 v. d. „Blanca“ (1958) brachen jeweils die rechten  $\overline{p4}$  mit den  $\overline{i2}$  bzw. mit dem rechten  $\underline{c}$  als erste Zähne an einem Tage durch.

Der Durchbruch der p4 zeigt sich bereits einige Tage vorher durch bläuliche Verfärbung des über dem Zahn liegenden Zahnfleisches an.

Es wurden folgende Durchbruchdaten notiert:

p4	Oberkiefer		Unterkiefer	
	r.	l.	r.	l.
1,0 v. d. „Magna“ 1957 .....	56	53	61	61
1,0 v. d. „Magna“ 1958 („Lottrich“) .....	59	56	54	54
1,0 v. d. „Magna“ 1958 („Bill“) .....	56	58	53	53
1,0 v. d. „Kunde“ 1957 .....	52	51	47	48
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Dick“) .....	50	50	50	49
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Charlie“) .....	55	54	53	52
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Wuff“) .....	55	55	52	51
0,1 v. d. „Blanca“ 1958 .....	55	55	51	50
0,1 v. d. „Octa“ 1957 .....	?	?	61	61
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Gilja“) .....	52	49	49	49
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Nackenfleck“) .....	56	55	54	53
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Janne“) .....	48	47	47	47
0,1 v. d. „Parva“ 1957 .....	51	51	60	60
0,1 v. d. „37er“ 1957 .....	55	55	54	54
14 (7,7) Bären	früh.: 47. T. spät.: 59. T.		früh.: 47. T. spät.: 61. T.	

Der früheste Durchbruchstag, der ermittelt werden konnte, ist im Oberkiefer wahrscheinlich der 45. Lebenstag, jedenfalls stellte Schneider bei der Kontrolle eines 1,0 v. d. „Hyänenbärin“ (1952)

und eines 1,0 v. d. „Kunde“ (1953) am 46. Lebenstag die Existenz der p4 fest. Es war anzunehmen, daß sie am vorhergehenden Tage erschienen waren. Die meisten Durchbrüche sind nach dem Schneiderschen Material zwischen dem 50. und 55. Tag erfolgt. Späte Termine sind: Bei einem 1,0 v. d. „Lotte“ (1943) fehlten noch am 64. Tag, bei einem 1,0 v. d. „Cilly“ (1931) noch am 66. Tag beide p4.

Auch im Unterkiefer liegt der früheste Durchbruch sicher am 45. Lebenstag. 1,0 v. d. „Hyänenbärin“ (1952) zeigte bei der Kontrolle am 46. Tag neben den p4 auch die p̄4, beide vermutlich am Tage vorher erschienen. Die Mehrzahl der Durchbrüche erfolgt ebenfalls zwischen dem 50. und 55. Tag. Beispiele für sehr spätes Erscheinen der p̄4 sind: 1,0 v. d. „Cilly“ (1931) hatte am 66., 1,0 v. d. „Daisy“ (1939) am 77. Tag noch keine p̄4. Der Durchbruch der p4 erfolgt also in beiden Kiefern von Ende der 7. bis Ende der 10. Lebenswoche.

Von 34 nachprüfbaren Fällen (21,13 Bären) gingen in 19 (12,7) die p4 des Oberkiefers denen des Unterkiefers voran, in 11 (7,4) Fällen war es umgekehrt. Bei 1,0 v. d. „Blanca“ (1958) erschienen die p4 und der rechte p̄4 zusammen, bei 0,2 v. d. „Octa“ (1958) beide p̄4 mit dem linken p4, und bei 1,0 v. d. „28er“ (1941) erschien nach dem rechten p4 der linke p̄4 vor dem linken p4.

Im Oberkiefer erscheint zunächst der Paraconus des p4, ein bis wenige Tage darauf der Metaconus, nach einigen weiteren Tagen die palatinal Seite der Krone. Im Unterkiefer bricht zunächst der Protoconid des p4 durch, 2 bis 3 Tage später stoßen die Spitzen des Paraconids und Metaconids durch. Da die Spitzen des Talonids erst nach reichlich einer weiteren Woche erscheinen, tritt der p̄4 zunächst dreispitzig auf.

#### Ausfall und Wechsel der p4

Die p4 gehören in beiden Kiefern zu den Zähnen, die unmittelbar durch die nachrückenden Ersatzzähne herausgeschoben werden. Durch den nachschiebenden P4 wird die Resorption der Wurzeln des p4 induziert, so daß sie beim Ausfallen auf weniger als die halbe Länge verkürzt sind. Palatinal von der medialen Wurzel des p4 findet sich bereits sehr zeitig die Alveole, durch die der Paraconus des P4 durch den Kiefer tritt. Das geschieht ungefähr zwischen dem 140. und 150. Lebenstag. Der weiter nach oben rückende Paraconus drückt den p4 allmählich seitwärts nach außen. Auch wenn der P4

bereits durch das Zahnfleisch gestoßen ist und palatinal neben dem  $\overline{p4}$  sichtbar wird, fällt der Milchzahn in manchen Fällen noch nicht aus, sondern haftet an den beiden labialen Wurzelstümpfen fest im Zahnfleisch. Im Falle des 1,0 v. d. „Kunde“ (1957) hingen die  $\overline{p4}$  noch 10 bis 13 Tage so fest, daß sie nicht mit den Fingern entfernt werden konnten.

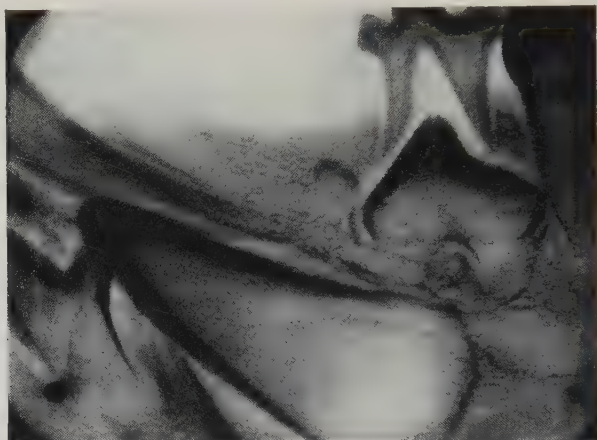


Abb. 13. Rechter Unterkiefer von 1,0 v. d. „Druschka“ (1949), gestorben am 164. Lebenstag. (Röntgenaufnahme vom Schädelpräparat)  
Protoconid des  $\overline{P4}$  hebt den Milchzahn aus dem Kiefer. Medial von der Anlage des  $\overline{P4}$  die des  $\overline{P3}$

Im Unterkiefer werden die  $\overline{p4}$  auch unmittelbar durch die  $\overline{P4}$  herausgedrückt. Da der mächtige Protoconid des  $\overline{P4}$  zwischen den beiden Wurzeln des  $\overline{p4}$  erscheint und ihn so gleichmäßig aushebt, bleibt der Milchzahn nur selten nach dem Durchbruch des  $\overline{P4}$  noch im Zahnfleisch hängen.

Ich habe die Beobachtungen über das Ausfallen so ausführlich dargestellt, weil nicht immer den nachrückenden Ersatzzähnen für den Ausfall der Milchvorgänger eine entscheidende Rolle zugebilligt wurde und weil z. B. bei Pohle (1923) zwischen Ausfall der  $\overline{p4}$  und Erscheinen der  $\overline{P4}$  eine Spanne von einem Vierteljahr angegeben wird. Bei den von mir beobachteten Bären fiel jedenfalls der physiologische Ausfall der  $\overline{p4}$  mit dem Erscheinen der  $\overline{P4}$  in beiden Kiefern stets zusammen und lag im Oberkiefer in der Zeit von Ende des 6. bis Ende des 7., im Unterkiefer von Anfang des 7. bis Anfang des 8. Lebensmonats.

Im einzelnen wurden folgende Ausfallstage der p4 notiert:

	Oberkiefer		Unterkiefer	
	r.	l.	r.	l.
1,0 v. d. „Magna“ 1957 .....	215 (159)	220 (167)	227 (166)	235 (174)
1,0 v. d. „Kunde“ 1957 .....	184 (132)	187 (136)	187 (140)	188 (140)
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Dick“)	194 (144)	194 (144)	199 (149)	203 (154)
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Wuff“)	195 (140)	195 (140)	196 (144)	196 (145)
0,1 v. d. „Blanca“ 1958 .....	192 (137)	194 (139)	198 (147)	202 (152)
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Gilja“)	178 (126)	184 (135)	181 (132)	181 (132)
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Janne“)	171 (123)	176 (129)	? (—)	? (—)
0,1 v. d. „Parva“ 1957 .....	207 (156)	214 (163)	215 (155)	226 (166)
0,1 v. d. „37er“ 1957 .....	206 (151)	206 (151)	193 (134)	181 (127)

Bereits beim 3 Tage alten Tier sind die P4 deutlich angelegt (vgl. Abb. 10, S. 46). Die Zahnanlagen befinden sich in beiden Kiefern im Glockenstadium, im Oberkiefer etwas weiter entwickelt als im Unterkiefer. Die Ersatzzahnanlage liegt im Oberkiefer palatinal neben der proximalen Spitze des p4, im Unterkiefer nicht so tief im Kiefer eingebettet lingual neben dem vorderen Drittel des p4. Die Ersatzzahnanlagen beider Kiefer hängen noch an der Zahnleiste. Zu Beginn des 6. Lebensmonats brechen die P4 in beiden Kiefern durch den Knochen und durchstoßen im Oberkiefer das Zahnfleisch Ende des 6. bis Ende des 7. Monats, im Unterkiefer Anfang des 7. bis Mitte des 8. Lebensmonats.

Folgende Durchbruchstage wurden notiert:

P4	Oberkiefer		Unterkiefer	
	r.	l.	r.	l.
1,0 v. d. „Magna“ 1957	205	208	228	236
1,0 v. d. „Kunde“ 1957	174	174	188	189
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Dick“)	194	194	201	205
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Wuff“)	195	193	196	196
0,1 v. d. „Blanca“ 1958	185	193	198	200
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Gilja“)	179	179	182	184
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Janne“)	171	171	?	?
0,1 v. d. „Parva“ 1957	193	194	215	225
0,1 v. d. „37er“ 1957	195	201	193	191
9 (4,5) Bären	früh.: 171. Tag spät.: 208. Tag		früh.: 191. Tag spät.: 236. Tag	



Während Adolf (1949) etwa zu ähnlichen Ergebnissen gekommen ist, gaben Inukai und Mukasa (1934) den 4. Monat, Pohle (1923) für den  $\overline{P4}$  den 6. und für den  $\overline{P4}$  den 13. Monat als Durchbruchszeit an.

## 2. Die mittleren Milchbackzähne p3

Die p3 sind in beiden Kiefern beträchtlich kleiner als die p4. Nur den p3 des Oberkiefers kommt noch eine gewisse funktionelle Bedeutung zu. Die p3 des Unterkiefers sind kleine funktionslose Stiften.

Die Krone der p3 ist einspitzig, kegelförmig mit seitlich komprimiertem Höcker. Dieser Höcker steigt medial steiler an als er distal zu einem — nicht immer deutlich ausgeprägten — scharf abgesetzten Talon abfällt. Der Kegel erhebt sich 3 bis 5 mm über die Kronenbasis. Der Zahn besitzt zwei lange, zunächst stark divergierende, an der Spitze parallel verlaufende Wurzeln, von denen die distale stärker und ein wenig länger ist. Die Kronen von p3 und  $\overline{P3}$  ähneln sich, jedoch sind sie bei letzteren gedrungener; die Wurzeln der Ersatzzähne sind nicht so grazil und verlaufen auch stets dicht aneinander. Sie sind außerdem mehr als doppelt so stark.

Die  $\overline{p3}$  sind wesentlich kleiner als ihre Partner im Oberkiefer. Die Krone ist ebenfalls kegelförmig. Die Spitze erhebt sich aber nur 1,5 bis 2 mm über die Kronenbasis. Der Zahn besitzt zwei nahe beieinander verlaufende Wurzeln, von denen die distale etwa doppelt so stark ist wie die mediale. Die Wurzeln verlaufen zunächst reichlich 1 mm senkrecht, biegen dann nach distal ab, um vor der Spitze wieder scharf nach medial abzuknicken. Die  $\overline{p3}$  sind ihren knopfförmigen Ersatzzähnen unähnlich.

### Zahnmaße:

Oberkiefer (17 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 4,9 bis 6,5 mm

palatal-labial: 3,0 bis 3,8 mm

Zahnlänge: 11,4 bis 14,8 mm

Unterkiefer (10 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 2,3 bis 3,6 mm

lingual-labial: 1,9 bis 2,9 mm

Zahnlänge: 7,0 bis 9,0 mm

### Entwicklung der p3

Am Schädel eines 3 Tage alten Bären sind die p3 in beiden Kiefern noch nicht zu sehen. Schnitte zeigen die Anlagen tief im Kiefer liegend. Die p3 des Oberkiefers sind weiter entwickelt als die des

Unterkiefers. Während bei letzteren die Dentinabscheidung an der Kronenspitze eben begonnen hat und Schmelz noch nicht gebildet worden ist, ist beides bei den  $p_3$  schon vorhanden. Die Schmelzschicht überzieht fast die gesamte Krone.

Bei einem etwa 6 Wochen alten Bären haben die  $p_3$  in beiden Kiefern eben den Alveolenrand überschritten. Der Durchbruch durch das Zahnfleisch ist nicht immer leicht zu erkennen, weil die  $p_3$ , insbesondere im Unterkiefer, so eng an die benachbarten  $p_4$  angelehnt sind, daß ihre durchbrechende Kronenspitze mitunter als den  $p_4$  zugehörig betrachtet werden kann.

Folgende Durchbruchstage der  $p_3$  wurden notiert:

p3	Oberkiefer		Unterkiefer	
	r.	l.	r.	l.
1,0 v. d. „Magna“ 1957	74	74	74	74
1,0 v. d. „Magna“ 1958 („Lottrich“)	67	67	138	143
1,0 v. d. „Magna“ 1958 („Bill“)	73	73	87	87
1,0 v. d. „Kunde“ 1957	vor dem	63	75	71
1,0 v. d. „Kunde“ 1958	57	56	56	56
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Charlie“)	61	58	60	61
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Dick“)	56	56	63	63
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Wuff“)	56	56	60	64
0,1 v. d. „Blanca“ 1958	63	61	61	62
0,1 v. d. „Blanca“ 1957	62	63	64	63
0,1 v. d. „Octa“ 1957	vor dem	58	61	61
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Gilja“)	57	53	58	58
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Nackenfleck“)	63	59	63	63
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Janne“)	53	53	60	59
0,1 v. d. „Parva“ 1957	60	60	64	65
0,1 v. d. „37er“ 1957	62	63	63	63
0,1 v. d. „Kunde“ 1957	vor dem	64	69	69
17 (8,9) Bären	früh.: 53. Tag spät.: 74. Tag		früh.: 56. T. spät.: 143. T.	

Auch die von Schneider beobachteten Durchbruchdaten liegen in der angegebenen Zeitspanne. Die meisten Durchbrüche ereignen sich im Oberkiefer zwischen dem 55. und 65. Lebenstag. Von 56 (27,29) nachprüfbaren Fällen gingen 53mal die  $p_3$  des Oberkiefers denen des Unterkiefers voraus. Bei 1,0 v. d. „Kunde“ (1958) erschienen die beiden  $p_3$  des Unterkiefers und der linke  $p_3$  des Oberkiefers an einem Tag, der rechte  $p_3$  folgte am nächsten Tag. Bei 1,1

v. d. „Blanca“ (1958) schob sich der Durchbruch der  $p_3$  beider Kiefer ineinander. Mit dem Durchbruch des  $\overline{p_3}$  ist also in der Zeit von der 8. bis 11. Lebenswoche zu rechnen.

Auffällig ist die lange Zeitspanne, in der im Unterkiefer der Durchbruch erfolgen kann. Während die frühesten Durchbruchzeiten Ende der 8. Lebenswoche liegen — bei einem 1,0 v. d. „Kunde“ (1951) waren bereits am 55. Tag beide  $\overline{p_3}$  vorhanden —, werden Durchbrüche auch noch in der 11. bis 13. Lebenswoche beobachtet. Bei 1,0 v. d. „Magna“ (1958) erschienen die  $\overline{p_3}$ , die seit etwa 3 Wochen deutlich im Zahnfleisch zu spüren waren, erst am 138. und 143. Lebenstag. Dieser verzögerte Durchbruch erklärt sich aus der Reduktion des Zahnes. Ähnlich wie bei den  $i_1$  ist auch bei den  $\overline{p_3}$  die lange Variationsspanne des Durchbruchs und die kurze „Funktionsdauer“ ein Ausdruck dafür, daß es sich bei diesem Zahn um einen der Reduktion unterworfenen handelt.

Anscheinend besteht auch die Möglichkeit, daß die  $\overline{p_3}$  überhaupt nicht mehr zum Durchbruch durch das Zahnfleisch kommen, ja sogar nicht mehr durch den Kiefer treten. Jedenfalls zeigt der Unterkiefer eines 116 Tage alt gewordenen Braunbären aus dem Zoologischen Garten Halle in beiden Unterkieferästen weder die  $p_3$  noch deren Alveolen. Obwohl die  $\overline{p_3}$  zeitig wieder ausfallen können, erscheint es unwahrscheinlich, daß die Alveolen sich schon wieder völlig geschlossen haben. Im Röntgenbild des Kiefers deutet nichts

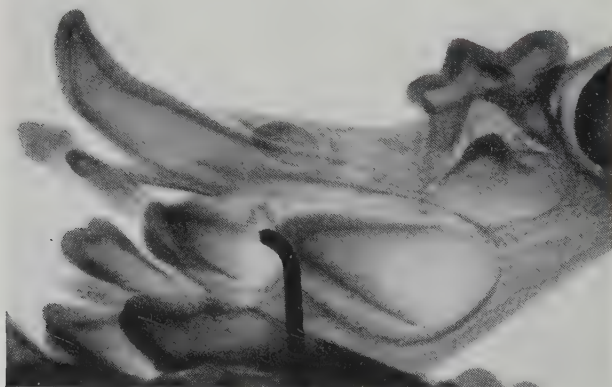


Abb. 14. Rechter Unterkiefer eines 116 Tage alt gewordenen Braunbären aus dem Zoo Halle. (Röntgenaufnahme vom Schädelpräparat im Prämolarenbereich)

darauf hin, daß die  $\overline{p3}$  im Kiefer retiniert sind. Man muß also vermuten, daß sie überhaupt nicht zur Ausbildung kamen (s. Abb. 14).

Im Schneiderschen Material findet sich eine ganze Reihe von Beispielen, bei denen das Vorhandensein der  $\overline{p3}$  nicht festgestellt werden konnte, obwohl sie bei den Untersuchungen dem Alter der Tiere nach vorhanden und noch nicht wieder ausgefallen sein mußten. Wenn auch diese Befunde nicht beweiskräftig sind, da keine regelmäßigen Reihenuntersuchungen ausgeführt wurden, dokumentieren sie aber doch, daß die  $\overline{p3}$  zumindest eine ganz begrenzte Funktionsdauer haben.

Es ist also anzunehmen, daß die Durchbrüche der  $\overline{p3}$  in der 8. bis 13. Lebenswoche mehr dem ursprünglichen Zustand entsprechen und die späteren Folgeerscheinungen von Reduktion sind.

### Ausfall und Wechsel der $p3$

In beiden Kiefern wird der physiologische Ausfall der  $p3$  durch die nachrückenden  $P4$  bewirkt, die infolge ihrer Größe nicht nur ihre Milchvorgänger ( $p4$ ) herauschieben, sondern auch die  $p3$  zum Ausfallen bringen. Vor allem die Resorption der distalen Wurzel der  $\underline{p3}$  wird durch die heranwachsenden  $\underline{P4}$  induziert. Bei 1,0 v. d. „Kunde“ (1957) z. B. fielen die  $\underline{p4}$  am 184./187. Tag und die  $\underline{p3}$  am 189./197. Tag aus. Beide  $\underline{P4}$  waren am 174. Tag durch das Zahnfleisch gestoßen und schoben sowohl die  $\underline{p4}$  als auch die  $\underline{p3}$  heraus.

Der physiologische Ausfall liegt daher in beiden Kiefern meist im 7. bis 8. Lebensmonat. Im Unterkiefer kann er aber auch schon viel

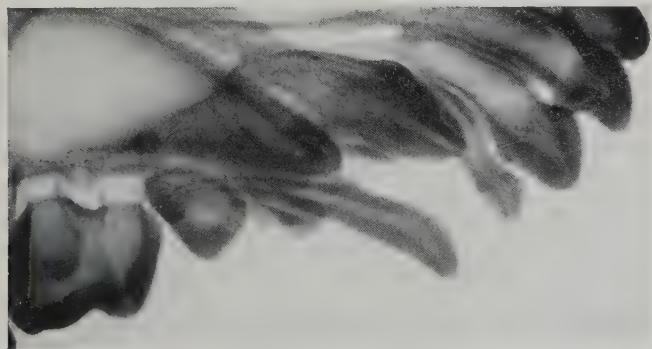


Abb. 15. Linker Oberkiefer eines etwa 7 Monate alt gewordenen Braunbären. (Röntgenaufnahme vom Schädelpräparat)  
 $\underline{P3}$  bricht durch Kiefer (und Zahnfleisch)



früher, nämlich von Beginn des 5. Lebensmonats an, erfolgen. Da bei den Bären dieses Alters keine Röntgenaufnahmen im Backzahn-bereich mehr gemacht werden konnten, vermag ich nicht zu sagen, ob in diesen Fällen die Kronen abgebrochen sind. Im Oberkiefer wurde ein vorzeitiges Verschwinden der p3 niemals bemerkt.

Im einzelnen wurden folgende Ausfallsdaten beobachtet:

	Oberkiefer		Unterkiefer	
	r.	l.	r.	l.
1,0 v. d. „Magna“ 1957	246	234	156*	144*
1,0 v. d. „Kunde“ 1957	189	197	234	nach 287
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Dick“)	?	221	250	234
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Wuff“)	?	?	129*	220
0,1 v. d. „Blanca“ 1958	(220/250)	251	(222/250)	(222/250)
0,1 v. d. „Parva“ 1957	234	230	259	251
0,1 v. d. „37er“ 1957	221	203	254	188*
0,1 v. d. „Kunde“ 1957	?	?	120*	?

\* = vermutlich vorzeitig abgebrochen

Im vollständig ausgebildeten definitiven Gebiß der Braunbären sind nur selten alle Lückenzähne vorhanden. Es fehlen neben den P2 beider Kiefer vor allem die P3 des Unterkiefers, seltener die des Oberkiefers und nur ausnahmsweise die P1 und P4 beider Kiefer.

Erdbrink (1953) meint, daß den verschiedenen Braunbärenrassen möglicherweise eine unterschiedliche Neigung zum Verlust eines oder mehrerer Prämolaren zukommt. Während v. Middendorff (1850/51) ausdrücklich bemerkte, daß die Zahl der vorhandenen Lückenzähne vom Alter des Bären unabhängig sei, ist Hall (1940) der Ansicht, daß die Zahl der Prämolaren sowohl von der Rasse als auch vom Alter abhängig ist.

Inwieweit eine Korrelation des Prämolarenverlustes zu den Rassen besteht, kann ich nicht beurteilen. Was eine Abhängigkeit vom Alter anlangt, ergibt das mir zugängliche Material folgendes: Die P3 werden zumindest im Oberkiefer meist angelegt, und vor allem die P3 stoßen in der Regel durch das Zahnfleisch. Wenn auch bei sehr alten Bären vor allem die P3 des Oberkiefers sich noch finden, können andererseits in Gebissen noch jugendlicher Tiere schon keine P3 mehr vorhanden sein. So ergibt die meist sehr beschränkte Funktionsdauer, vor allem der  $\overline{P3}$ , eine Altersabhängigkeit, indem man insgesamt gesehen bei älteren Tieren die dritten Prämolaren des bleibenden Gebisses weniger oft vorfindet als bei jüngeren.

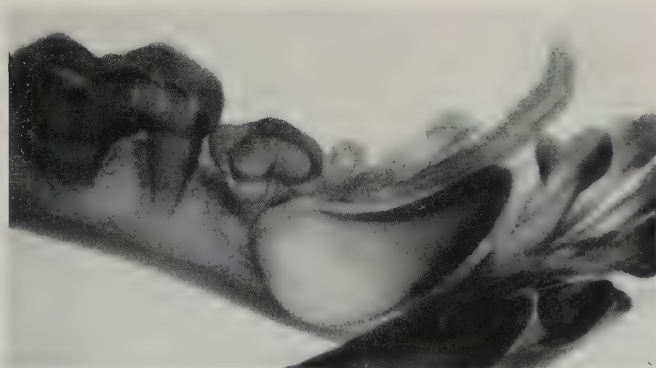
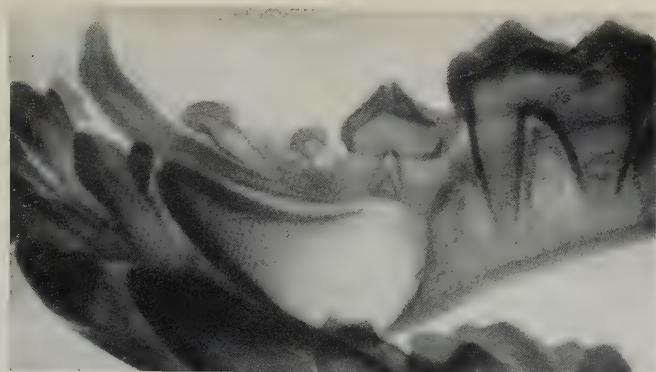


Abb. 16 und 17. Rechter bzw. linker Unterkiefer eines etwa 7 Monate alt gewordenen Braunbären. (Röntgenaufnahmen vom Schädelpräparat)  
P3 brechen durch Kiefer

Von 130 Oberkiefen erwachsener Bären unbekannten Alters<sup>1</sup> zeigten:

- 117 beiderseits die P3 oder ihre Alveolen,
- 8 beiderseits keine P3 oder ihre Alveolen,
- 5 nur in einer Kieferseite P3 (bzw. die entsprechende Alveole).

Von 112 entsprechenden Unterkiefen zeigten:

- 23 beiderseits die P3 oder ihre Alveolen,
- 74 beiderseits keine P3 oder ihre Alveolen,
- 15 nur in einer Kieferseite P3 (bzw. die entsprechende Alveole).

<sup>1</sup> Schädel aus dem Zoologischen Museum Berlin.

Diese Ergebnisse entsprechen etwa den Angaben von v. Middendorff (1850/51 und 1853), Schäff (1889), Hall (1928, 1940), Degerbøl (1933), Inukai und Mukasa (1934), Erdbrink (1953) und Couturier (1955).

Aus Schnitten durch die Kiefer eines 3 Tage alten Bären wird ersichtlich, daß die P3 in beiden Kiefern im Vergleich zu den anderen Ersatzzähnen sehr spät angelegt werden. Im Oberkiefer setzt bei den untersuchten Bären die Entwicklung der P3-Anlagen eben ein, palatinal von der Spitze der Anlage der p3. Der Schmelzkolben der noch sehr deutlich erkennbaren Zahnleiste beginnt sich eben an der Basis einzustülpen. Die Zahnpulpa beginnt sich gleichfalls zu organisieren. Im Unterkiefer ist zwar bei diesem Objekt im Bereich des p3 an dessen lingualer Seite die Zahnleiste an der Basis ein wenig verdickt, doch die Ausbildung eines  $\overline{P3}$  ist noch nicht zu erkennen.

Da aus den Schneiderschen Aufzeichnungen kein Material über den Durchbruch der P3 vorliegt, bin ich nur auf eigene Beobachtungen angewiesen.

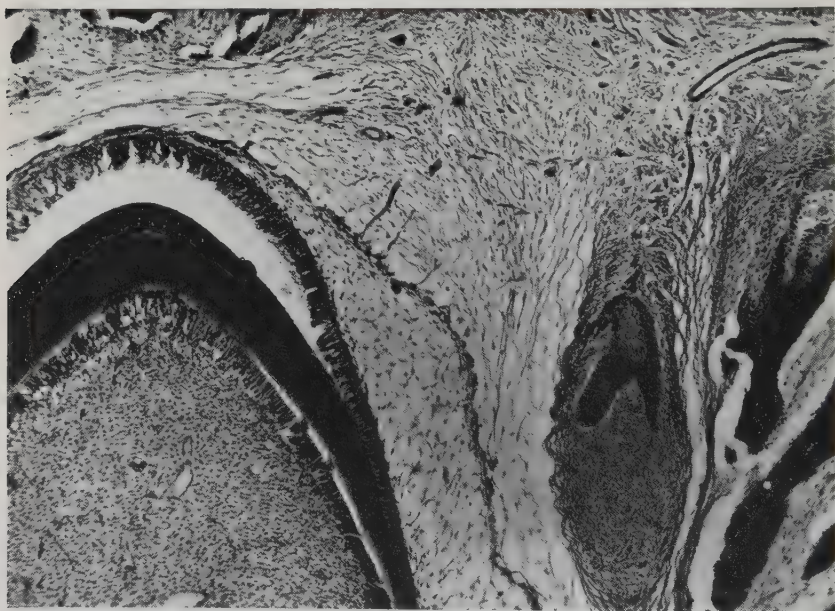


Abb. 18. Querschnitt durch den rechten Oberkiefer eines 14 Tage alten Braunbären  
Schnittführung: Durch die mediale Hälfte des p3, die P3-Anlage distal angeschnitten  
Frühes Glockenstadium der P3-Anlage  
Planachromat 6,3, Periplanokular 10, 72fach



Folgende Durchbruchzeiten wurden für die P3 des Oberkiefers notiert:

	<u>P3</u>	r.	l.
1,0 v. d. „Magna“ 1957 .....		256	246
0,1 v. d. „Parva“ 1957 .....		258	278
0,1 v. d. „37er“ 1957 .....		228	239
0,1 v. d. „Octa“ 1958 .....		249	249

Bei 1,0 v. d. „Kunde“ (1957) waren am 284. Lebenstag noch keine P3 erschienen und auch noch nicht im Zahnfleisch zu fühlen.

Röntgenuntersuchungen der Oberkiefer aller mir zur Verfügung stehender Schädel von Tieren im entsprechenden Alter: 1,0 v. d. „Hyänenbärin“ (1950), gestorben am 135., 0,1 v. d. „37er“ (1955), gestorben am 151., 1,0 v. d. „Druschka“ (1949), gestorben am 164., 1,0 v. d. Grizzly-Mischlingsbärin (1950), gestorben am 206. Tag und zweier Schädel von etwa 8 Monate alten Bären ergaben in jedem Fall die Anlage von P3, mehr oder weniger tief im Kiefer lagernd.

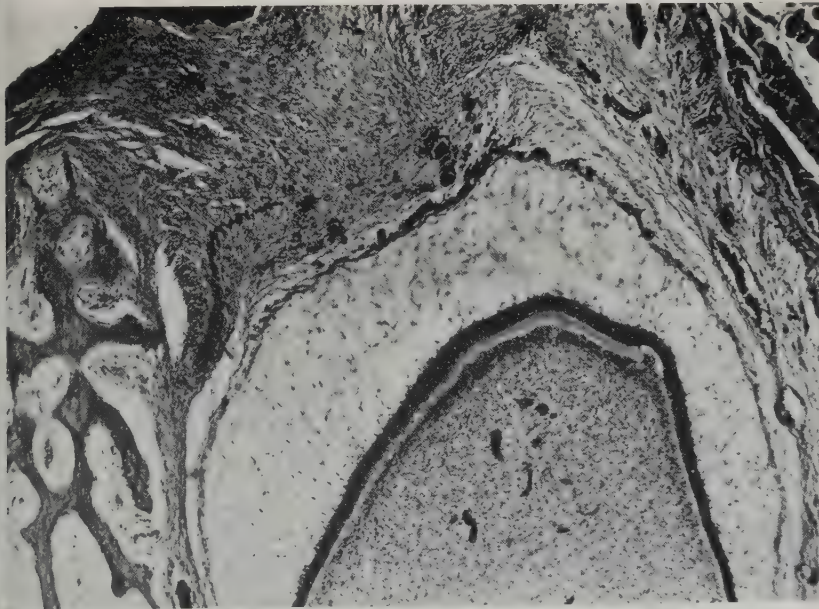


Abb. 19. Querschnitt durch den linken Unterkiefer eines 3 Tage alten Braunbären  
Schnittführung: Durch die mediale Hälfte des p3. Neben Schmelzpulpa der p3-Anlage verdicktes Ende des Teiles der Zahnleiste, das die P3-Anlage bildet. Planachromat 6,3, Periplanokular 10, 72fach



Mit dem Durchbruch ist demnach in der zweiten Hälfte des 8. und in der ersten Hälfte des 9. Monats zu rechnen.

Die P3 des Unterkiefers sind stärker rückgebildet als die des Oberkiefers. Es finden sich Fälle, bei denen die  $\overline{P3}$  offenbar nicht mehr angelegt werden oder sich nur bis zu einem bestimmten Stadium entwickeln, solche, in denen sie angelegt werden, aber nicht mehr — infolge der flachen Krone — in der Lage sind, durch das Zahnfleisch zu brechen, und auch Fälle, in denen sie gut entwickelt sind und ungefähr zur gleichen Zeit wie die Partner im Oberkiefer durch das Zahnfleisch stoßen.

Folgende Daten wurden für die P3 des Unterkiefers notiert:

$\overline{P3}$	r.	l.
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Gilja“)	219	219
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Wuff“)	251	251
0,1 v. d. „Blanca“ 1958	222/250	222/250
0,1 v. d. „Parva“ 1957	259	260
1,0 v. d. „Magna“ 1957	(266) <sup>1</sup>	?
1,0 v. d. „Kunde“ 1957	(254)	nicht bis 284
	nur unter dem Zahnfleisch	
0,1 v. d. „37er“ 1957	nicht bis 300	nicht bis 300
	auch im Zahnfleisch	
	nicht zu spüren	

Röntgenuntersuchungen von vier Unterkiefern von Bären entsprechenden Alters ergaben die Anlage von  $\overline{P3}$  bei zwei Bären:

1,0 v. d. „Druschka“ (1949) gestorben am 164. Tag und

1,0 v. d. „Hyänenbärin“ (1950) gestorben am 135. Tag.

Ein Schädel von einem etwa 8 Monate alten Bären zeigt beiderseits die Alveole von  $\overline{P3}$ , ein anderer eines etwa gleichaltrigen Bären hat beide  $\overline{P3}$ , die eben den Alveolenrand erreicht haben, also noch nicht durch das Zahnfleisch gestoßen waren. Colyer (1936) gibt an, daß bei einer zufälligen Fraktur eines Unterkiefers von einem er-

<sup>1</sup> Unter dem Zahnfleisch, bricht nicht durch. Am 349. nicht mehr zu spüren.

wachsenen Ursus spec. ein Prämolare zum Vorschein kam, der völlig im Knochen eingebettet lag. Es kann sich dabei um einen  $\overline{P3}$  oder  $\overline{P2}$  gehandelt haben.

In den Fällen, in denen die  $\overline{P3}$  noch zur vollständigen Entwicklung kommen, geschieht das nach den Beobachtungen an den lebenden Bären wie im Oberkiefer im 8. Monat, offenbar noch vor dem Erscheinen der  $\overline{P3}$ .

Während die  $\overline{P3}$  eine 5 mm hohe kegelförmige Krone mit einem kleinen, aber stets deutlich ausgebildeten Talon besitzen, haben die  $\overline{P3}$  eine knopförmige, flache Krone, die sich kaum 2 mm über den Zahnhals erhebt. Die  $\overline{P3}$  des Oberkiefers sind zweiwurzelig, die des Unterkiefers tragen eine Wurzel.

#### Zahnmaße

zweier $\overline{P3}$ :	Krone medial-distal: 7,0 und 6,5 mm palatinal-labial: 4,0 und 4,5 mm
eines $\overline{P3}$ :	Krone medial-distal: 4,5 mm palatinal-labial: 3,5 mm

### 3. Die medialen Milchbackenzähne $p2$

Die  $p2$  des Ober- und Unterkiefers sind mit den  $i1$  die kleinsten Zähne des Milchgebisses. Sie sind ebenso wie die mittleren Schneidezähne zu völlig funktionslosen Stiftchen reduziert.

Die  $p2$  haben eine stumpf-kegelförmige Krone, die nur undeutlich vom Zahnhals abgesetzt ist. Auf der Kronenfläche läßt sich meist ein schwacher, in der Mitte leicht eingekerbter Grat erkennen. Wenn die  $p2$  manchmal um 90° gedreht im Kiefer sitzen, verläuft der Grat senkrecht zur Schädellachse. Die Krone der Zähne ist leicht nach palatinal, die schwache Wurzel stark nach medial und palatinal abgebogen. Die  $p2$  sitzen nur ganz oberflächlich im Kiefer, was dazu führt, daß sie ähnlich dem  $i1$  beim Präparieren leicht ausfallen.

Die  $p2$  sind noch schwächer als ihr Partner im Oberkiefer. Es sind stark nach medial gebogene Stiftchen mit knopfartiger Krone, die ebenfalls kaum vom Zahnhals abgesetzt ist. Da die  $p2$  nach medial gebogen sind, weist jeweils ihre Krone zum  $\overline{p1}$ . Die im Querschnitt runde Wurzel, die ebenfalls nach medial gebogen ist, sitzt nur ganz oberflächlich im Kiefer. In beiden Kiefern stehen die  $p2$  etwa in der Mitte des Raumes zwischen  $p1$  und  $p3$ .

#### Zahnmaße:

Oberkiefer (4 Zähne gemessen),

Krone medial-distal:	2,0 bis 2,8 mm
palatinal-labial:	1,9 bis 2,5 mm
Zahnlänge:	6,0 bis 6,75 mm

Unterkiefer (7 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 1,1 bis 2,0 mm

lingual-labial: 1,1 bis 2,0 mm

Zahnlänge: 5,0 bis 6,75 mm

### Entwicklung der p2

In beiden Kiefern sind die p2 bei einem 3 Tage alten Bären gleich weit entwickelt. Die Schmelzglocken sind ausgebildet, die Zahnpulpen im Entstehen begriffen. Die Dentinabscheidung beginnt eben, die Schmelzbildung hat noch nicht eingesetzt. Bei einem etwa 6 Wochen alten Bären haben die p2 beider Kiefer eben den Alveolenrand überschritten, sind also ebensoweit entwickelt wie die p3. Obwohl m. E. die p2 in beiden Kiefern die ersten Lückenzähne sind, die ihr Wachstum abschließen (vgl. auch Pohle, 1923), erscheinen sie erst 1 bis 2 Monate nach den p3 und p4 über dem Zahnfleisch, wenn sie dazu überhaupt noch in der Lage sind. Wie die i1 sind die p2 oft so schwach entwickelt, daß die Krone nicht mehr das Zahnfleisch durchstoßen kann, die Zähne verbiegen sich dann und werden resorbiert.

In der folgenden Tabelle sind neben den Durchbruchdaten auch die Ausfallstage mit aufgenommen worden.

<u>p2</u>	Durchbruch		Ausfall	
	r.	l.	r.	l.
1,0 v. d. „Magna“ 1957	nicht ersch.	124	—	128
1,0 v. d. „Magna“ 1958 („Bill“)	114	114	nach dem	150
1,0 v. d. „Kunde“ 1957	106	106	nach 284	237
0,1 v. d. „Kunde“ 1957	123	123	nach dem	156
0,1 v. d. „Blanca“ 1957	123	121	nach dem	168
0,1 v. d. „Octa“ 1957	108	108	nach dem	168
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Gilja“)	128	104	160	160
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Janne“)	104	128	nach 179	138
0,1 v. d. „Parva“ 1957	110	110	239	nach 296
0,1 v. d. „37er“ 1957	107	107	172	nach 250
10 (3,7) Bären	früh.: 104. Tag spät.: 128. Tag			

Die p2 des Oberkiefers erscheinen noch am ehesten. Von 15 kontrollierten Bären waren sie 9mal beiderseits und 1mal nur im linken

Oberkiefer vorhanden. Bei 5 anderen Bären konnte ihre Existenz nicht nachgewiesen werden, sie waren auch im Zahnfleisch nicht spürbar. Da sich in dieser Region des Kiefers bei den 4 Monate alten Bären keine Röntgenaufnahmen mehr machen ließen, muß offenbleiben, ob die  $\underline{p2}$  überhaupt durch den Kiefer gebrochen sind.

Das Vorhandensein der  $\underline{p2}$  kann einige Tage bis längstens 4 Monate betragen. Ihr früher Ausfall hängt damit zusammen, ob ein Ersatzzahn ausgebildet wird oder nicht. In den Fällen, wo kein Ersatzzahn zur vollständigen Ausbildung kommt, können sie so lange erhalten bleiben, bis sie gelegentlich, wohl infolge mechanischer Einwirkung, verlorengehen.

Mit dem Durchbruch der  $\underline{p2}$  ist demnach im 4. Lebensmonat zu rechnen, mit dem Ausfall vom Ende des 5. Monats an.

Im Unterkiefer erscheinen die  $\underline{p2}$  nicht mehr in allen Fällen. Zum Teil ist es möglich, die Kronen im Zahnfleisch zu fühlen, sie können sich auch durch Erhebung des Zahnfleisches andeuten. Die flache Krone der Zähne einerseits und ihre schiefe Lage nach medial andererseits, vor allem aber ihre Reduktion, sind dafür verantwortlich zu machen. Von 14 kontrollierten Bären erschienen die  $\underline{p2}$  6mal beidseits, 2mal nur links, 1mal nur rechts, und 1mal waren sie nur im Zahnfleisch zu ertasten. Bei 4 Bären wurde die Existenz der  $\underline{p2}$  niemals bemerkt.

Folgende Durchbrüche wurden notiert:

$\underline{p2}$	Durchbruch		Ausfall	
	r.	l.	r.	l.
1,0 v. d. „Magna“ 1957	126	127	148	148
1,0 v. d. „Magna“ 1958 („Bill“)	141	141	146	143
1,0 v. d. „Magna“ 1958 („Lottrich“)	143	143	nach dem	146
1,0 v. d. „Kunde“ 1957	106	106	111	111
0,1 v. d. „Kunde“ 1957	—	154	—	n. d. 156
0,1 v. d. „Octa“ 1957	109	109	165	146
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Gilja“)	131 *	131 *	203	199
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Janne“)	111	111	nach dem	179
0,1 v. d. „Parva“ 1957	—	145	—	150
0,1 v. d. „37er“ 1957	163	—	168	—
10 (4,6) Bären	früh.: 106. Tag spät.: 163. Tag			

\* = nur unter dem Zahnfleisch zu spüren



Die Durchbruchszeit für die  $\overline{p2}$  liegt also ebenfalls im 4. Monat und kann sich bis zur Mitte des 6. Monats erstrecken. Dabei werden die frühen Durchbruchzeiten zweifellos die ursprünglichen, die späten die abgeleiteten sein. Die „Funktionsdauer“ der  $\overline{p2}$  währt wie die der  $p2$  nur einige Tage bis längstens 2 Monate. Der Ausfall tritt gegen Ende des 5. Monats ein.

### Wechsel der $p2$

Die Frage, ob die  $p2$  beider Kiefer gewechselt werden, wird von den Autoren unterschiedlich beantwortet. Owen (1840/45), von dem die ersten genaueren Angaben über den Zahnwechsel beim Bären stammen, schreibt auf S. 501: „The second premolar pushes out the first of the deciduous series and itself soon shed.“ V. Middendorff (1850/51 und 1853) stellt fest, daß der mittelste Lückenzahn beider Kiefer bei der zweiten Zahnung oft gar nicht erscheint oder bald nach beendeter Zahnung wieder ausfällt. Hensel (1876) vermutet, daß die im Kiefer älterer Bären gefundenen 2. Lückenzähne Milchzähne seien. Inukai und Mukasa (1934) stellten bei

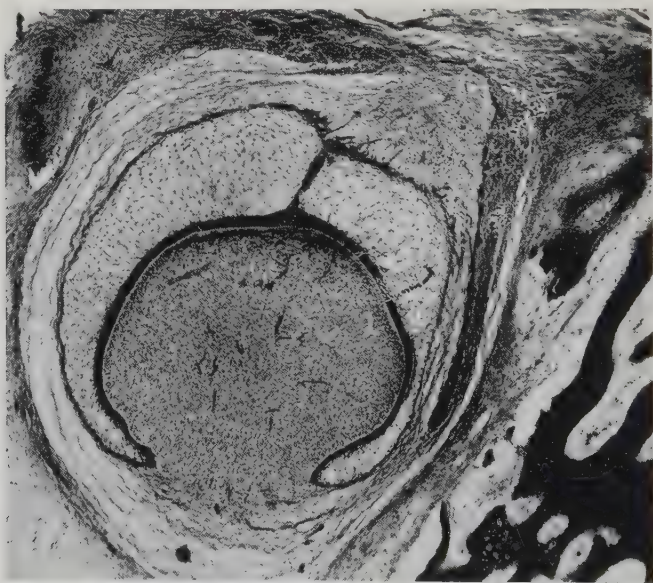


Abb. 20. Querschnitt durch den rechten Oberkiefer eines 14 Tage alten Braunbären  
Schnittführung: Durch die Mitte der  $p2$ -Anlage. Rechts kolbig verdickte Zahnleiste  
Planachromat 6,3, Kompensationsokular 7, 48fach

den von ihnen untersuchten japanischen Braunbären in einigen Fällen einen Wechsel des 2. Lückenzahnes fest.

### Oberkiefer

Nach Schnitten durch den Oberkiefer eines 3 und eines 14 Tage alten Bären kann nicht entschieden werden, ob und wann die P2 zur Entwicklung kommen. In diesem Stadium ist lediglich die etwas verdickte Ersatzzahnleiste palatinal neben der p2-Anlage zu erkennen. Nach dem mir zur Verfügung stehenden Schädelmaterial scheint es jedoch so, daß die P2 in den meisten Fällen noch angelegt werden.

Bei den von mir kontrollierten Bären wurden folgende Durchbrüche notiert:

<u>P2</u>	Durchbruch		Ausfall	
	r.	l.	r.	l.
1,0 v. d. „Magna“ 1957 ..... (ein p2 war nur links entwickelt von 124. bis 128.)	132	143	n. d. 355	233
1,0 v. d. „Magna“ 1958 („Lottrich“) (die p2 waren nicht zum Durchbruch gekommen)	138	138	n. d. 216	
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Wuff“) ... (die p2 waren nicht zum Durchbruch gekommen)	149	129	n. d. 221	
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Dick“) ... (die p2 waren nicht zum Durchbruch gekommen)	—	160	—	176
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Charlie“) . (die p2 waren nicht zum Durchbruch gekommen)	170	172	n. d. 180	
0,1 v. d. „Blanca“ 1958 ..... (die p2 waren nicht zum Durchbruch gekommen)	147	130	n. d. 221	
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Janne“) ....	—	167	—	n. d. 219
7 (5,2) Bären	früh.: 129. Tag spät.: 172. Tag			

Der Durchbruch vollzieht sich demnach im 5. bis 6. Monat. Die P2 können freilich schon im 6. Monat wieder ausfallen.

Bei 8 weiteren Bären wurde ein Durchbruch der P2 nicht notiert. Die P2 konnten auch im Zahnfleisch nicht festgestellt werden. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß sie noch später, als keine Kontrollen mehr ausgeführt wurden, durchgebrochen sind. Auffällig ist, daß bis auf zwei Ausnahmen im Falle des Erscheinens der P2 keine Milchvorgänger zum Vorschein gekommen waren. Da sich

die P2 von den p2 hinsichtlich ihrer Größe unterscheiden, bin ich sicher, daß keine Verwechslungen unterlaufen sind. Danach scheint die Ausbildung der p2 und P2 in einem gewissen Zusammenhang zu stehen, in der Art, daß die P2 nicht zum Durchbruch kommen (oder aber sehr spät), wenn die p2 so kräftig entwickelt waren, daß diese das Zahnfleisch durchstoßen konnten und daß die P2 dann bzw. frühzeitig zum Durchbruch kommen, wenn die Milchvorgänger schwach entwickelt waren. Da sich die P2 direkt unter den p2 entwickeln, machen vielleicht gut ausgebildete p2 den zwar kräftigeren, aber auch reduzierten P2 ein Aufsteigen unmöglich.

Von den mir zur Verfügung stehenden 15 Schädeln zeigen 4 Schädel (von 6 bis 13 Monate alten Bären) beiderseits die P2 oder deren Alveolen, 2 Schädel (von 4 Monate alten Bären) je einmal links oder rechts den P2, die aber das Zahnfleisch nicht durchstoßen haben, und auf der jeweils gegenüberliegenden Seite nur die sich schließenden Alveolen des p2. Ein Schädel (von einem  $4\frac{1}{2}$  Monate alten Bären) hat beiderseits noch die p2, darunter tief im Kiefer liegend und erst nach der Zerstörung des Kiefers sichtbar werdend die P2 auf beiden Seiten. Ob bei den vorerwähnten Schädeln, die nur einseitig einen P2 trugen, auf der anderen Seite ebenfalls die P2-Anlage noch tief im Kiefer steckte, ließ sich im Röntgenbild nicht eindeutig ermitteln.

5 weitere Schädel (von Bären im Alter von  $5\frac{1}{2}$  bis 10 Monaten) zeigten die sich schließenden Alveolen der p2. Ob auch bei ihnen noch eine P2-Anlage im Kiefer schlummert, konnte nicht ermittelt werden. Ein 6. Schädel aber (von einem 5 Monate alten Bären) wies keine P2-Anlagen auf.

2 Schädel (von 4 Monate alten Bären) zeigten einseitig noch die p2. Ob darunter P2 angelegt waren, konnte nicht ermittelt werden.

Danach ist eine Persistenz der p2 über ein Alter von 5 Monaten unwahrscheinlich (vgl. Pohle, 1923). Es erscheint auch fraglich, ob nach dem 6. Lebensmonat noch die Entwicklung der zu der Zeit noch im Kiefer steckenden P2-Anlagen weitergeht, so daß auch diese Zähne noch durchbrechen. Da zu dieser Zeit die gut entwickelten P2 ihr Wachstum abgeschlossen haben — die Wurzel ist geschlossen —, ist damit zu rechnen, daß die noch tief im Knochen versenkten Anlagen niemals mehr den Kiefer durchstoßen. Daher sind die zweiten Lückenzähne des definitiven Gebisses nur selten im Gebiß erwachsener Bären zu finden. Von 130 untersuchten

Schädeln des Berliner Zoologischen Museums zeigten 18 die P2 oder deren Alveolen in beiden Kiefern und 11 dieselben nur einseitig. Dieses Verhältnis entspricht etwa auch dem von anderen Autoren (s. S. 62) angegeben (vgl. auch Reichenau, 1906).

Die P2 unterscheiden sich morphologisch von den p2 durch ihre seitlich komprimierte Wurzel, weiter dadurch, daß ihre Krone etwa doppelt so groß ist wie die der Milchvorgänger. Die Krone der P2 ist sehr flach, mit einer winzigen Spitze auf dem über die Kronenmitte ziehenden Grat. Sie ist deutlich vom Zahnhals abgesetzt.

Folgende Maße wurden von 23 gemessenen Zähnen gewonnen:

Krone medial-distal: 3,0 bis 5,9 mm

palatinal-labial: 2,4 bis 4,2 mm

Zahnlänge: 7,0 bis 9,75 mm

### Unterkiefer

Aus den Schnitten durch die Unterkiefer eines 3 Tage alten Bären kann ebenso wie über die Entwicklung der P2 in bezug auf

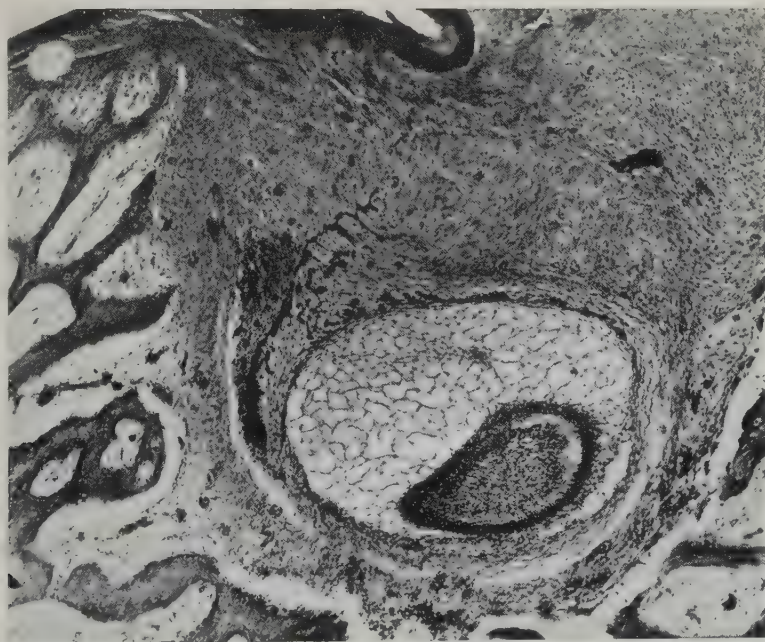


Abb. 21. Querschnitt durch den linken Unterkiefer eines 3 Tage alten Braunbären  
Schnittführung: Durch die mediale Hälfte der p2-Anlage. Links kolbig verdickte Zahnleiste,  
weiter oben der sich auflösende Hals der p2-Anlage  
Planachromat 6,3, Periplanokular 10, 72fach



den Zeitpunkt der Entwicklung der  $\overline{P2}$ -Anlagen nichts ausgesagt werden.

Auch hier ist nur neben den  $\overline{p2}$  jeweils die verdickte Ersatzzahnleiste zu erkennen. Im Unterkiefer mögen die  $\overline{P2}$  ebenfalls angelegt werden, wenn sie auch noch seltener zur vollen Ausbildung zu kommen scheinen.

Von den 15 kontrollierten wurde nur bei 2 Bären die Ausbildung der  $\overline{P2}$  bemerkt.

$\overline{P2}$	r.	l.
1,0 v. d. „Magna“ 1957 .....	169	169
(p2 waren rechts vom 126. bis 148., links vom 127. bis 128. ausgebildet)		
0,1 v. d. „Blanca“ 1958 .....	222/251*	222/251*
(p2 waren nicht ausgebildet)		

\* = nur unter dem Zahnfleisch zu spüren

Ein Durchbruch durch das Zahnfleisch ist also nur bei einem Tier Anfang des 6. Lebensmonats erfolgt.

Bei 15 mir zur Verfügung stehenden Schädeln (von Bären im Alter von 4 bis 13 Monaten) sind die  $\overline{P2}$  in keinem Fall durch den Kiefer gebrochen. Bei 2 Schädeln (von  $4\frac{1}{2}$  Monate alten Bären) waren aber die  $\overline{P2}$  tief im Kiefer unmittelbar vor den  $\overline{P3}$ -Keimen angelegt und etwa ebensoweit entwickelt wie diese. Sie wurden erst nach der Zerstörung des Kiefers sichtbar. Von 112 Unterkieferpaaren aus dem Berliner Museum zeigten nur 2 die  $\overline{P2}$  oder deren Alveolen.

Röntgenaufnahmen der anderen Schädel ließen  $\overline{P2}$ -Anlagen nicht erkennen.

3 Schädel (von einem 131 Tage, einem 127 Tage und einem etwa 4 Monate alten Bären) haben noch die  $\overline{p2}$ , alle älteren zeigen mehr oder minder geschlossen deren Alveolen, nur fünfmal beiderseits und dreimal auf einer Kieferseite.

Die  $\overline{P2}$  ähneln ihren Partnern im Oberkiefer sehr. Ihre Krone ist knopfförmig, gut vom Zahnhals abgesetzt. Die Wurzel verläuft gerade in den Kiefer. Eine nähere Untersuchung der Wurzel wurde nicht vorgenommen, um die Schädel nicht stärker zu beschädigen.

Die Maße zweier  $\overline{P2}$  betrugen:

Krone medial-distal: 4,8 und 4,4 mm

lingual-labial: 3,4 und 3,5 mm

Zahnlänge: nicht meßbar gewesen

Die Krone der  $\overline{P2}$  ist somit zwei- bis dreimal so groß wie die der  $\underline{p2}$ , was eine Verwechslung erschwert.

Wie diese Untersuchungen zeigen, sind die  $\overline{P2}$ , falls sie überhaupt angelegt werden, nur noch selten in der Lage, durch Kiefer und Zahnfleisch zu brechen. Da die  $\overline{P2}$  nur noch ausnahmsweise erscheinen und quasi ein Relikt darstellen, sollten sie nicht mehr in die Zahnformel des Braunbären aufgenommen werden.

#### IV. Die vordersten Lückenzähne

Nach Weber (1928) haben die Monodelphia, sofern ihr Gebiß nicht sekundären Umformungen unterlegen war, 4 Prämolaren, die in der Regel mit den Schneide- und Eckzähnen gewechselt werden — meist mit Ausnahme der ersten Prämolaren. Dabei werden die ersten Prämolaren im allgemeinen der zweiten Dentition zugerechnet. Bei *Talpa europaea* (nach Weber, 1928) werden die ersten prämolaren Milchzähne beider Kiefer in das bleibende Gebiß übernommen und fungieren dort als P1. In einigen anderen Fällen (*Sus*, *Procavia*, *Tapirus*, *Rhinoceros*, *Canis*) tritt, meist klein und rudimentär, außer P1 noch der Milchzahn p1 auf.

Beim Braunbären treten die ersten Prämolaren beider Kiefer nur einmal auf, d. h., sie werden nicht gewechselt. Es sind kleine, flache, funktionslose Zähne. Da sie meist erst durchbrechen, wenn die ersten Schneidezähne schon gewechselt werden und die ersten Molaren erscheinen, und da sie in beiden Kiefern im Gebiß sehr alter Bären noch gefunden werden, wurden die ersten Prämolaren der zweiten Dentition zugerechnet.

Meine Schädeluntersuchungen von Braunbären verschiedenen Alters aus dem Zoologischen Museum Berlin ergaben ebenfalls fast stets die Anwesenheit der ersten Prämolaren beider Kiefer auch in Schädeln von alten Bären.

Von 130 Oberkiefern wiesen 114 die ersten Prämolaren oder deren Alveolen beiderseits auf, 5 nur einseitig, und nur bei 11 Schädeln fehlten sie bzw. ein Hinweis darauf, daß sie angelegt waren. Von 116 Unterkiefern zeigten 111 die ersten Prämolaren oder deren

Alveolen beiderseits und 3 dieselben einerseits. Nur bei 2 Unterkiefern waren weder die Zähne noch Reste von Alveolen zu sehen.

Sowohl Schnitte durch die Kiefer eines 3 Tage als auch durch die Kiefer eines 14 Tage alten Bären ergaben eindeutig, daß die in beiden Kiefern bis zum Glockenstadium entwickelten p1-Anlagen der ersten Dentition angehören. Sie sind ebensoweit entwickelt wie die p2-Anlagen und hängen in beiden Kiefern noch an der Zahnleiste. Deutlich ist an jeder p1-Anlage eine laterale Schmelzleiste zu erkennen. Bei dem 14 Tage alten Bären ist das freie Ende der Zahnleiste lingual bzw. palatinal neben der p1-Anlage weiter

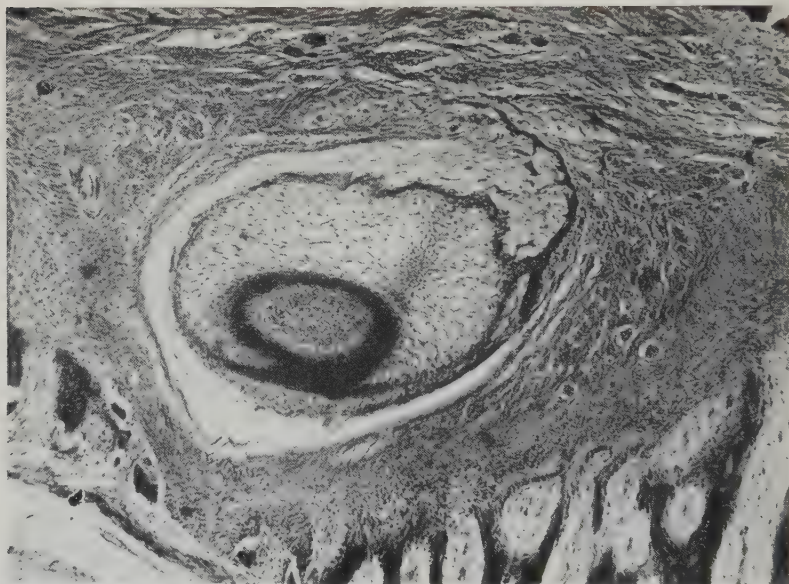


Abb. 22. Querschnitt durch den rechten Oberkiefer eines 14 Tage alten Braunbären. Schnittführung: Medialer Anchnitt der p1-Anlage. Die p1-Anlage hängt an der Zahnleiste. Planachromat 6,3, Periplanokular 10, 72fach

in die Tiefe gewachsen und am Ende verdickt. Damit unterscheidet sich die Ausbildung der Anlage der ersten Prämolaren nicht von der der zweiten, an denen sich zumindest im Oberkiefer stets ein Ersatzzahn bildet. Lage, Entstehungsweise und -zeit der p1-Anlagen weisen sie als zur ersten Dentition gehörig aus.

Aus Mangel an Material bin ich nicht in der Lage, zu beweisen, daß sich aus den beim 3 Tage alten Bären erkennbaren p1-Anlagen

auch tatsächlich die später durchbrechenden p1 entwickeln. Es wäre evtl. noch denkbar, daß diese Anlagen nur bis zu einer bestimmten Entwicklungshöhe zur Ausbildung kommen, sich dann zurückbilden und Platz machen für einen Nachfolger, der sich inzwischen aus der Ersatzzahnleiste gebildet hat. Soweit man allerdings bereits aus der Form der Schmelzglocken erkennen kann, ähneln diese stark den späteren, das Zahnfleisch durchbrechenden, p1.

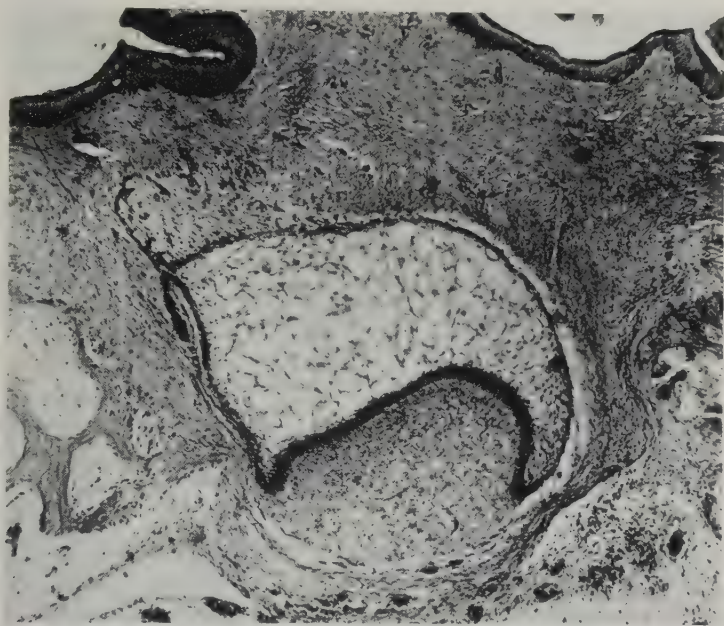


Abb. 23. Querschnitt durch den linken Unterkiefer eines 3 Tage alten Braunbären  
Schnittführung: Durch die distale Hälfte der p1-Anlage  
Planachromat 6,3, Periplanokular 10, 72fach  
Text bei Abb. 24 (S. 76).

Es muß also künftigen Untersuchungen der lückenlose Beweis vorbehalten bleiben, ob die p1 der Braunbären sich tatsächlich aus den Anlagen der ersten Dentition entwickeln.

Vor allem unter Berücksichtigung des Umstandes, daß — wie schon Röse und Leche erkannten — auch die Molaren des bleibenden Gebisses aus der Zahnleiste der ersten Dentition entstehen, somit also das bleibende Gebiß aus Zähnen unterschiedlicher entwicklungsgeschichtlicher Herkunft besteht, sollte man den ersten



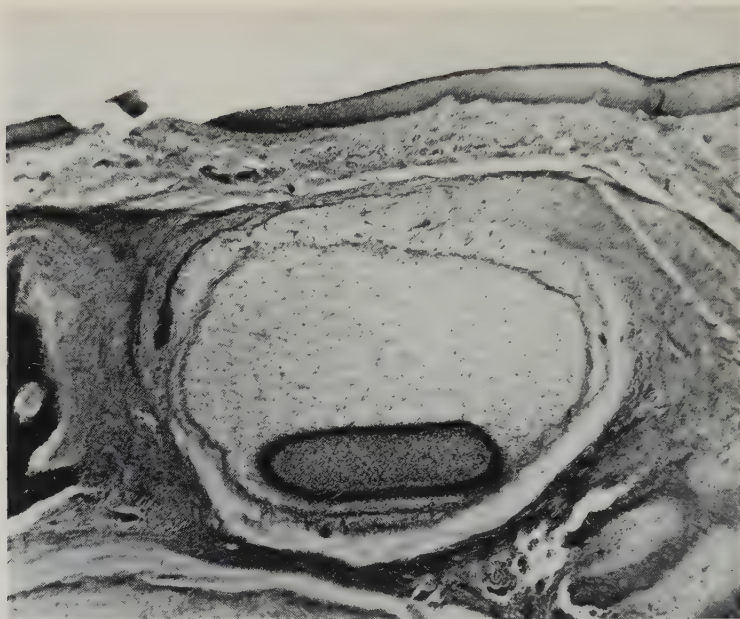


Abb. 24. Querschnitt durch den linken Unterkiefer eines 14 Tage alten Braunbären  
Schnittführung: Durch die mediale Hälfte der p1-Anlage  
Planachromat 6,3, Kompensationsokular 7, 48fach

Links neben der bei dem 3 Tage alten Bären noch an der Zahnleiste hängenden p1-Anlage das freie Ende der Zahnleiste (Abb. 23), das bei dem 14 Tage alten Bären (Abb. 24) weiter in die Tiefe gewachsen ist

Lückenzahn des Braunbären auch weiterhin zum bleibenden Gebiß rechnen, weil seine Funktionszeit ihn ebenso wie die Molaren als dazugehörig ausweist. Für die Beurteilung, ob ein Zahn dem Milchgebiß oder dem bleibenden Gebiß zugehört, wären dann nicht morphologisch-entwicklungsgeschichtliche, sondern funktionelle Gesichtspunkte maßgebend. Vom Standpunkt der Zahnformel aus könnte man die unterschiedliche entwicklungsgeschichtliche Herkunft der Zähne so kennzeichnen, daß die der ersten Dentition, auch im bleibenden Gebiß, mit kleinen Buchstaben, die der zweiten Dentition entstammenden durch große Buchstaben dargestellt werden. Danach wäre die Formel für das bleibende Gebiß der Braunbären:

$$\frac{\text{I1 I2 I3 C p1 (P2) (P3) P4 m1 m2}}{\text{I1 I2 I3 C p1 (P3) P4 m1 m2 m3}} = (34) - 36 - 40 \text{ Zähne.}$$

Die Milchbackzähne dürften dann nicht mehr mit dem Buchstaben „m“ bezeichnet, sondern müßten durch „p“ dargestellt werden, so daß sich folgende Formel für das Milchgebiß ergeben würde:

$$\frac{i1 \ i2 \ i3 \ c \ p2 \ p3 \ p4}{i1 \ i2 \ i3 \ c \ (p2) \ p3 \ p4} = (24, \text{ wenn } \overline{p2} + \overline{p3} \text{ fehlen}) - 26 - 28 \text{ Zähne.}$$

Über die Aufnahme eines nur einmal angelegten Zahnes in die eine oder andere Zahnformel entscheidet die Lage der Funktionszeit.

In Klammern gesetzt sollten die Zähne werden, die zwar noch angelegt werden, aber häufig nicht mehr durch das Zahnfleisch stoßen bzw. bald wieder ausfallen.

Der Begriff „Ersatzzahn“ für die Zähne des Dauergebisses sollte vermieden bzw. nur auf die Zähne des bleibenden Gebisses beschränkt werden, die tatsächlich einen Vorgänger der ersten Dentition ersetzen.

### Durchbruch der p1

Die p1 des Oberkiefers brechen etwa 2 mm hinter den  $\overline{c}$ , die des Unterkiefers unmittelbar, nur getrennt durch eine ganz schmale Knochenlamelle, hinter den  $\overline{c}$  durch den Kiefer, und zwar die  $\overline{p1}$  am Ende des 3., Anfang des 4. Lebensmonats, die  $\underline{p1}$  im 4. Monat. Für den Durchbruch durch das Zahnfleisch wurden folgende Zeiten notiert:

p1	Oberkiefer		Unterkiefer	
	r.	l.	r.	l.
1,0 v. d. „Magna“ 1957 .....	202	209	275	232
1,0 v. d. „Magna“ 1958 („Bill“) ..	?	?	138	?
1,0 v. d. „Kunde“ 1957 .....	159	164	131	144
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Dick“) .	216	222	251	n. d. 251
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Wuff“) .	nach dem	251	181	176
0,1 v. d. „Blanca“ 1958 .....	213	n. d. 251	203	183
0,1 v. d. „Blanca“ 1957 .....	nach dem	168	159	169
0,1 v. d. „Octa“ 1957 .....	nach dem	168	130	133
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Gilja“) .	193	n. d. 212	146	172
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Janne“) .	178	n. d. 179	131	133
0,1 v. d. „Parva“ 1957 .....	184	212	182	181
0,1 v. d. „37er“ 1957 .....	189	211	169	167
12 (5,7) Bären	früh.: 159. Tag spät.: nach 251. T.		früh.: 130. Tag spät.: 275. Tag	

Es fällt die große Variationsbreite des Durchbruches in beiden Kiefern auf: Im Unterkiefer von Anfang des 5. bis Ende des 9. Lebensmonats, im Oberkiefer von Anfang des 6. vermutlich ebenfalls bis zum 9. Lebensmonat. Auch hier ergibt sich der unterschiedliche, oft stark verzögerte Durchbruch als Folge der flachen Krone der p1. Mitunter zeichnet sich ein p1 wochenlang durch stark emporgewölbttes Zahnfleisch ab, aber er vermag nicht durch das Zahnfleisch zu stoßen. Bei 1,0 v. d. „Magna“ (1957) waren die  $\overline{p1}$  etwa gleichweit entwickelt, auch als am 232. Tage zunächst nur der linke erschien. Der rechte hatte das Zahnfleisch ebenso emporgewölbt, es blutete bei der geringsten Berührung. Trotzdem ließ der Durchbruch noch 6 Wochen auf sich warten. Es mögen aber die frühen Durchbrüche, im Unterkiefer im 5. und im Oberkiefer im 6. Monat, die regelgerechten sein.

Die p1 des Oberkiefers haben eine flache, knopfförmige Krone, die von medial nach distal von einem kaum erhabenen Grat durchzogen wird, der in der Mitte eine winzige Spitze im nicht abgenutzten Stadium erkennen läßt. Bald erscheint die Krone durch Abnutzung gleichmäßig gerundet. Die Wurzel ist nicht deutlich von der Krone abgesetzt. Sie verläuft, seitlich etwas komprimiert, an der Spitze nach distal abgebogen, sich verjüngend in den Kiefer.

Die p1 des Unterkiefers haben eine noch flachere Krone als ihre Partner des Oberkiefers, die sich wesentlich länger erstreckt. In manchen Fällen berührt ihre Krone fast die Basis der  $\overline{C}$ . Im noch nicht abgenutzten Stadium läßt ein über die Kronenmitte laufender Grat zwei winzige Spitzen erkennen, die vordere wulstartig, senkrecht zur Zahnachse liegend. Die kräftige, seitlich komprimierte Wurzel, die ein wenig deutlicher von der Krone abgesetzt ist, verläuft nahezu gerade, durch die leicht nach vorn geneigte Gesamtlage des Zahnes aber nach distal gerichtet in den Kiefer und ist kurz vor der Spitze ein wenig nach lingual geneigt.

#### Zahnmaße:

Oberkiefer (13 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 4,2 bis 6,6 mm

palatinal-labial: 3,6 bis 4,7 mm

Zahnlänge: —

Unterkiefer (18 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 5,7 bis 7,8 mm

lingual-labial: 3,7 bis 5,3 mm

Zahnlänge: 10,8 bis 14,0 mm

## V. Die Backzähne des bleibenden Gebisses

Hinsichtlich der morphologischen Beschreibung, Zahnmaße, Abnutzung usw. der Molaren und der Charakterisierung der Backzähne des bleibenden Gebisses kann auf die Arbeiten vor allem v. Middendorff (1853), und Schäff (1889) verwiesen werden, ferner sowohl auf die Monographie von Rode (1935) — die zwar das Gebiß des Höhlenbären zum Gegenstand hat, aber auch das rezenter Braunbären ausführlich berücksichtigt — als auch auf die Monographien von Erdbrink (1953) und Couturier (1954). Da den Arbeiten nichts mehr hinzuzufügen bleibt, wird hier nur der Zahndurchbruch berücksichtigt.

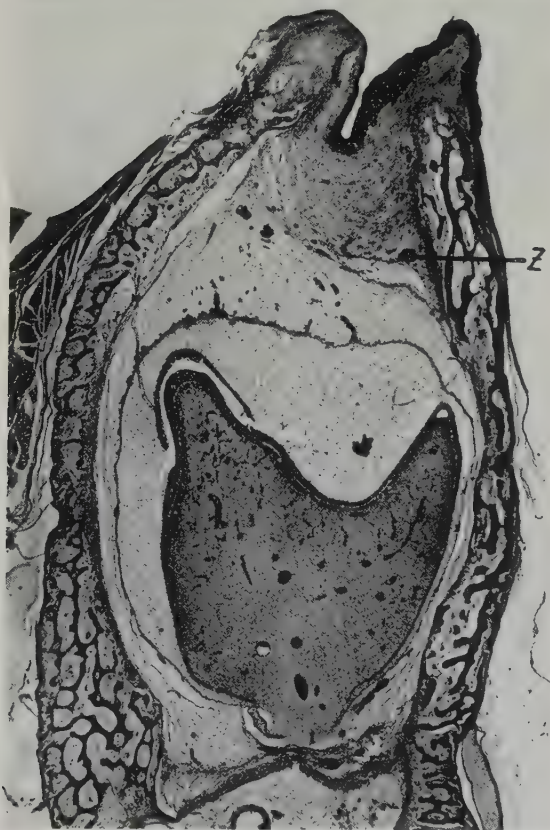


Abb. 25. Übersichtsbild. Querschnitt durch den rechten Unterkiefer eines 3 Tage alten Braunbären

Schnittführung: Durch den Protoconid des m1

Die Zahnleiste (Z) setzt sich oberhalb der m1-Anlage weiter nach distal fort

Lupenobjektiv 24 mm (Mikrosummar), etwa 20fach



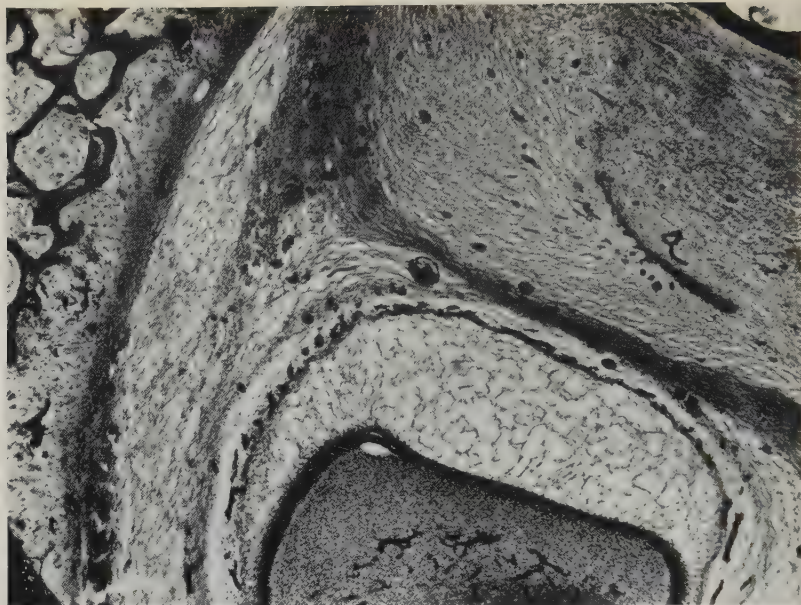


Abb. 26. Querschnitt durch den rechten Unterkiefer eines 3 Tage alten Braunbären  
Schnittführung: Durch das äußerste distale Ende des Talonids des m1-Keimes  
Die Zahnleiste setzt sich oberhalb der m1-Anlage weiter nach distal fort  
Planachromat 6,3, Kompensationsokular 7, 48fach

### 1. Die medialen Molaren

Die ersten Molaren beider Kiefer sind bereits bei dem 3 Tage alten Bären so weit ausgebildet wie die p4. Die Anlagen haben sich schon von der Zahnleiste gelöst, deren Verlauf aber in beiden Kiefern noch weiter nach distal verfolgt werden kann. Entstehung und Lage der m1-Anlagen weisen diese eindeutig als zur ersten Dentition zugehörig aus.

Im Oberkiefer ist bei dem 3 Tage alten Bären von den m1 vor allem der Paraconus gut entwickelt, hier hat auch schon die Dentin- und Schmelzabscheidung begonnen. Der palatinale Teil der Krone und der Metaconus sind noch nicht vollständig ausgebildet. Im Unterkiefer ist die Entwicklung der m1-Anlagen weiter fortgeschritten; Dentin und Schmelz haben sich schon weitgehend gebildet. Der Talonid ist dagegen noch etwas zurück. An ihm ist keinerlei Dentin- oder Schmelzbildung zu bemerken.

Mitte des 4. Lebensmonats erreichen die m1 mit dem Protoconid den Alveolenrand, Ende des 4. Monats sind die m1 mit dem Para-

conus bis zum Alveolenrand gestoßen. Kurz darauf brechen die m1 durch das Zahnfleisch. Folgende Durchbruchstage wurden notiert:

m1	Oberkiefer		Unterkiefer	
	r.	l.	r.	l.
1,0 v. d. „Magna“ 1957 .....	160	161	153	154
1,0 v. d. „Magna“ 1958 („Bill“) .....	146	145	143	144
1,0 v. d. „Magna“ 1958 („Lottrich“)	?	?	132	132
1,0 v. d. „Kunde“ 1957 .....	140	142	129	131
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Dick“) ....	154	154	143	143
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Wuff“) ...	145	144	134	134
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Charlie“) ..	151	147	144	139
0,1 v. d. „Blanca“ 1958 .....	145	145	142	142
0,1 v. d. „Blanca“ 1957 .....	nach dem 129		129	127
0,1 v. d. „Octa“ 1957 .....	133	131	127	123
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Gilja“) ...	137	137	130	130
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Janne“) ..	137	137	130	130
0,1 v. d. „Parva“ 1957 .....	148	155	137	138
0,1 v. d. „37er“ 1957 .....	144	145	132	128
0,1 v. d. „Kunde“ 1957 .....	141	141	134	134
15 Bären (7,8)	früh.: 131. Tag spät.: 161. Tag		früh.: 127. Tag spät.: 154. Tag	

Danach ist im Oberkiefer mit dem Erscheinen der m1 in der Zeit vom 2. Drittel des 5. bis zum 1. Drittel des 6. Lebensmonats zu rechnen, im Unterkiefer im 5. Lebensmonat. Erst mit dem Vorhandensein der m1 beider Kiefer sind die Bären in der Lage, auch feste Nahrungsteile kauen zu können.

Im Oberkiefer erscheint zunächst der mediale Teil des Zahnes, also die Spitze des Paraconus, kurz darauf die des Protoconus. Nach einer reichlichen Woche dann der distale Teil des Zahnes mit Meta- und Hypoconus. Im Unterkiefer bricht zuerst ebenfalls der mediale Teil mit Para- und Protoconid durch, einen Tag darauf gewöhnlich der Metaconid. Der Talonid erscheint in der Regel im Verlauf einer weiteren Woche.

Der Durchbruch der großen Backzähne zeigt sich stets lange vorher durch blaue Verfärbung des Zahnfleisches an.

In allen 15 Fällen brachen die m1 des Unterkiefers einige Tage vor den entsprechenden Partnern des Oberkiefers durch. Die hier erhaltenen Daten stimmen sowohl mit den Angaben von Pohle (1923) als auch mit denen von Adolf (1949) überein.

## 2. Die postmedialen Molaren

Zwischen dem Erscheinen der ersten und zweiten Molaren liegt ein Zeitraum von  $2\frac{1}{2}$  bis 4 Monaten. In dieser Zeit sind fast alle Schneidezähne und auch die p4 gewechselt worden. Durch Längenwachstum beider Kiefer ist in der Zeit erst der Raum für das Entstehen der m2 geschaffen worden.

Die m2 sind in beiden Kiefern die größten und kräftigsten Kauzähne des bleibenden Gebisses. Die  $\overline{m2}$  sind die größten Zähne des Bärengbisses überhaupt. In ihren Kronen sind die kauenden Elemente noch mehr betont als bei den m1.<sup>1</sup>

Weder in den Kiefern eines 3 Tage noch in denen eines 14 Tage alten Bären sind schon Anlagen der m2 zu erkennen. Die Zahnleiste setzt sich zwar lingual-palatal neben den m1 noch über diese hinaus nach distal in die Kiefer fort (vgl. Abb. 25 S. 79 und 26 S. 80), jedoch sind noch keine Anzeichen für die Ausbildung der Anlagen zu erkennen. Dennoch möchte ich mit vielen Autoren annehmen, daß auch die m2 (und  $\overline{m3}$ ) entwicklungsgeschichtlich zwar zur ersten Dentition gehören<sup>2</sup>, wenn sie auch funktionell unzweifelhaft bleibende Zähne sind (Adloff, 1937).

Wie bei den m1, zeigt sich auch der Durchbruch der m2 durch Verfärbung des Zahnfleisches lange vorher an. Es erscheinen dann zunächst die medialen Teile der Zähne, im Oberkiefer Paraconus und Protoconus, kurz darauf Metaconus und erst nach 2 bis 3 Wochen Metaconulus und Hypoconus. Der distale Teil des  $\overline{m2}$  mit Hypoconid und Endoconid läßt nicht so lange auf sich warten wie der des  $\overline{m2}$ , sondern stößt etwa eine Woche nach dem medialen Teil (mit Para-, Proto- und Metaconid) durch das Zahnfleisch.

Es wurden folgende Durchbruchstage notiert:

m2	Oberkiefer		Unterkiefer	
	r.	l.	r.	l.
1,0 v. d. „Magna“ 1957 .....	270	271	243	243
1,0 v. d. „Kunde“ 1957 .....	239	239	199	192
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Dick“) .....	nach	251	215	211
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Wuff“) .....	n. 251	251	190	192
0,1 v. d. „Blanca“ 1958 .....	251	n. 251	203	200
0,1 v. d. „Octa“ 1958 .....	245	245	187	189
0,1 v. d. „Parva“ 1957 .....	251	253	205	203
0,1 v. d. „37er“ 1957 .....	252	252	201	201
8 (4,4) Bären	früh.: 239. Tag spät.: 271. Tag		früh.: 187. Tag spät.: 243. Tag	

Wenn auch die wenigen Beobachtungsdaten sicher nicht die gesamte Variationsbreite umfassen, läßt sich doch sagen, daß die  $m2$  des Unterkiefers vor denen des Oberkiefers erscheinen und daß im Unterkiefer mit dem Durchbruch im 7. bis 8. Monat, im Oberkiefer in der Zeit von Ende des 8. bis Ende des 9. Monats zu rechnen ist.

### 3. Die distalen Molaren

Wie die anderen Ursiden besitzt der Braunbär nur noch im Unterkiefer die  $m3$ . Sie werden erst später angelegt, denn sowohl im Unterkiefer eines 3 Tage alten als auch in dem eines 14 Tage alten Bären ist zwar die Zahnleiste über den  $m1$  hinaus zu verfolgen, aber noch keine Anlage für die  $\overline{m3}$  zu erkennen.

Etwa im 9. Lebensmonat rücken die  $\overline{m3}$  an den Alveolenrand heran. Von Beginn des 10. Monats kündigt sich der Durchbruch durch Verfärbung des Zahnfleisches an.

Folgende Durchbruchzeiten wurden notiert:

$\overline{m3}$			r.	l.
1,0 v. d. „Magna“	1957	.....	353	355
0,1 v. d. „Parva“	1957	.....	323	321
0,1 v. d. „37er“	1957	.....	315	317

Der Durchbruch beginnt also ungefähr Mitte des 11. bis Ende des 12. Lebensmonats. Damit sind die  $\overline{m3}$  mit den C die letzten Zähne des bleibenden Gebisses, die durch das Zahnfleisch treten.

Wegen der etwas schrägen Lage der  $\overline{m3}$  — sie stehen schon halb auf dem aufsteigenden Kieferast — bricht zunächst auch nicht der etwas größere Protoconid der flachen Mahlzahnkrone, sondern der labial davon liegende Metaconid durch. Ersterer folgt ihm unmittelbar. Da die Krone der  $\overline{m3}$  außerordentlich flach ist und kaum noch deutliche, den anderen Molaren vergleichbare Höcker aufweist (vgl. Ehrenberg, 1931) und da außerdem der gesamte Zahn schräg liegt, dauert es viele Wochen, bis auch der distale Teil der  $\overline{m3}$  völlig durch das Zahnfleisch gestoßen ist. Jedenfalls war bei den oben

Fußnoten von Seite 82

<sup>1</sup> Näheres zur Morphologie in den obengenannten Monographien.

<sup>2</sup> Von anderer Seite werden allerdings die  $m2$  und  $m3$  des Menschen der zweiten Dentition zugerechnet.



zitierten Bären bei Abbruch der Untersuchungen im 14. Monat der distale Teil der Zähne noch immer vom Zahnfleisch bedeckt.

## VI. Rückblick

1. Das Milchgebiß der Braunbären wird durch die im Verhältnis zu Milchgebissen anderer Carnivoren sehr starke Reduktion der schneidenden Anteile, insbesondere der Reißzahnelemente und durch bedeutende Ausbildung der kauenden Anteile der Milchbackzähne, charakterisiert.
2. Vorwiegend nach Beobachtungen lebender, in Gefangenschaft geborener und aufgewachsener Braunbären (rund 220 Stück, ergänzt durch Untersuchungen von 27 Schädeln junger Bären aus zoologischen Gärten und Museen sowie durch Röntgenaufnahmen der Kiefer lebender Bären und histologische Untersuchung der Kiefer zweier Schädel) wurden die Daten für den Durchbruch der Milchzähne, deren Funktionsdauer und Ausfall und die Daten für den Durchbruch der Zähne des bleibenden Gebisses ermittelt.
3. Wie Kontrollen an lebenden Bären ergaben, sind die  $i1$  und  $p2$  so stark reduziert, daß die  $i1$  mitunter, die  $p2$  häufig nicht mehr das Zahnfleisch durchstoßen können. In Zusammenhang mit der weitgehenden Reduktion der  $i1$  wurde darauf hingewiesen, daß diese Zähne bereits zu einem Zeitpunkt wieder gewechselt werden, zu dem die jungen Bären eben erst beginnen, feste Nahrung aufzunehmen.
4. Die nur einmal angelegten  $p1$  beider Kiefer wurden bei histologischen Untersuchungen der Kiefer eines 3 und eines 14 Tage alten Bären als Angehörige der ersten Dentition erkannt. Da sie aber ihrer Funktion zufolge ebenso wie die gleichfalls sehr wahrscheinlich entwicklungsgeschichtlich der ersten Dentition entstammenden Molaren zum definitiven Gebiß gehören, sollten sie auch wie diese weiterhin in der Zahnformel des bleibenden Gebisses berücksichtigt werden. Es wird vorgeschlagen, die Zähne des definitiven Gebisses, die entwicklungsgeschichtlich der ersten Dentition angehören, auch in der Zahnformel des bleibenden Gebisses durch kleine Buchstaben zu kennzeichnen.
5. Im einzelnen ergaben sich für das Zahngeschehen beim Braunbären folgende Daten:

1. Dentition		Ausfall	2. Dentition Durchbruch
Durchbruch			
i1	7. bis 14. Woche	Ende	Ende
i1	10. bis 15. Woche	5. Monat	5. bis 6. Monat
i2	7. bis 10. Woche	4. bis 6. Monat	6. bis Anfang 7. Monat
i2	Anfang 7. bis 11. Woche	6. bis Anfang 8. Monat	Anfang 7. bis 8. Monat
i3	Ende 2. bis Anfang 3. Monat	7. bis Anfang 8. Monat	Anfang 6. bis 7. Monat
i3	Ende 2. bis Mitte 3. Monat	8. bis Anfang 9. Monat	Mitte 8. bis Anfang 9. Monat
c	7. bis 8. Woche	Ende 7. bis Anfang 8. Monat	Ende 7. bis 8. Monat
c	7. bis 9. Woche	Ende 13. bis 15. Monat	Ende 10. bis 12. Monat
p1	6. bis Anfang 9. Monat	Anfang 13. bis 15. Monat	Ende 12. bis 14. Monat
p1	5. bis Anfang 9. Monat		
p2	4. Monat		
p2	4. bis 6. Monat	5. Monat	5. bis 6. Monat
p3	8. bis 11. Woche	Ende	6. Monat
p3	8. bis 13. Woche*	5. bis 7. Monat	8. bis 9. Monat
p4	7. bis 10. Woche	7. bis 8. Monat	8. Monat
p4	7. bis 10. Woche	6. bis 7. Monat	6. bis 7. Monat
m1	5. bis Anfang 6. Monat	7. bis 8. Monat	7. bis 8. Monat
m1	5. Monat		
m2	8. bis 9. Monat		
m2	7. bis 8. Monat		
m3	11. bis 12. Monat		

\* = zum Teil noch später

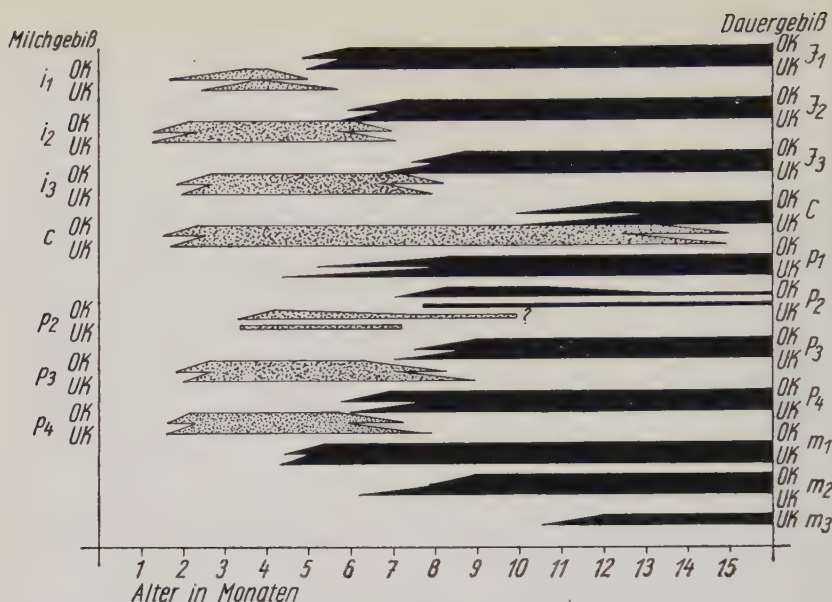


Abb. 27. Graphische Darstellung des Milchzahndurchbruchs und des Zahnwechsels beim Braunbären. Die Symbole der einzelnen Zähne beginnen und enden in Spitzen, so die Zeit des möglichen Durchbruchs und Ausfalls andeutend

6. Die Autoren, die sich zum Zahngeschehen bei Bären nach Schädelstudien geäußert haben, nahmen zwischen dem Ausfall der Milchzähne und dem Durchbruch der entsprechenden Ersatzzähne eine Zeitspanne z. T. von mehreren Monaten an. Nach der Beobachtung lebender Bären ergab sich, daß diese Annahme nur für den Wechsel der p2, teilweise auch der p3 und i1 gilt. Beim Wechsel aller anderen Milchzähne ist der entsprechende Ersatzzahn entweder beim physiologischen Ausfall, teilweise auch schon mehrere Wochen vorher durch das Zahnfleisch gebrochen und wird neben dem Milchgebißvorgänger sichtbar.
7. Beobachtungen lebender Jungbären ergaben, daß diese erst nach der Ausbildung der m1 beider Kiefer (5. Monat) in die Lage kommen, auch festere Nahrungsteile zu zerkauen. Darüber hinaus spielen die Vorderpranken für die Gewinnung und Zerkleinerung der Nahrung eine wichtige Rolle.
8. Die bekannte Zahnformel für das Milchgebiß der Braunbären konnte bestätigt werden:

$$\begin{array}{cccccccc} i1 & i2 & i3 & c & p2 & p3 & p4 \\ \hline i1 & i2 & i3 & c & (p2) & p3 & p4 \end{array}$$

Die Zahnformel für das bleibende Gebiß ergab sich:

$$\begin{array}{cccccccccccc} \text{I1} & \text{I2} & \text{I3} & \text{C} & \text{p1} & (\text{P2}) & \text{P3} & \text{P4} & \text{m1} & \text{m2} & & \\ \hline \text{I1} & \text{I2} & \text{I3} & \text{C} & \text{p1} & - & (\text{P3}) & \text{P4} & \text{m1} & \text{m2} & \text{m3} & \end{array}$$

Die Formeln wurden zusammengestellt unter Berücksichtigung der Vorschläge

- a) die zwar vielleicht noch vollständig bzw. rudimentär angelegten, aber nicht mehr durch den Kiefer brechenden Zähne nicht mit in die Zahnformel aufzunehmen ( $\overline{\text{P2}}$ ),
- b) die nicht mehr regelmäßig durch das Zahnfleisch stoßenden Zähne in Klammern zu setzen und die entwicklungsgeschichtlich der ersten Dentition entstammenden Zähne auch in der Zahnformel des definitiven Gebisses durch kleine Buchstaben zu symbolisieren (p1, m1, m2,  $\overline{\text{m3}}$ ).

Tabellarische Aufstellung der 28 bearbeiteten Braunbärenschädel zur Altersklassifizierung von Schädelmaterial

#### 1. Neonaten — 1 Woche alt

- a) (Zoologisches Museum Berlin, von Burkhardt, Nr. 18 822)

Basall.: 46,8 mm, Profill.: 51,7 mm, Breite: 33,6 mm

- b) Basall.: 47,3 mm, Profill.: 55,3 mm, Breite: 34,8 mm

- c) Basall.: 49,5 mm, Profill.: 57,7 mm, Breite: 35,5 mm

Noch keine Zähne durchgebrochen

Obk.: i1 = 0,5 bis 1 mm über Alveolenrand; i2 = bis Alveolenrand;  
i3, c, p4 = unter Alveolenrand.

Uk.: i1 = 1 mm über Alveolenrand; i2 = bis Alveolenrand; i3, c, p4  
= unter Alveolenrand.

#### 2. Etwa 2 bis 3 Wochen alt

- a) (Zoologisches Museum Berlin, Dr. Lendt aus Ungarn, Nr. 37 768)

Basall.: 55 mm, Profill.: 63 mm, Breite: —

- b) (Zoologisches Museum Berlin, Dr. Lendt aus Ungarn, Nr. 37 770)

Basall.: 55,3 mm, Profill.: 64,2 mm, Breite: 43,5 mm

- c) (Zoologisches Museum Berlin, Dr. Lendt aus Ungarn, Nr. 37 769)

Basall.: 55,4 mm, Profill.: 61,8 mm, Breite: 39,6 mm

Noch keine Zähne durchgebrochen

Obk.: i1 = 1 mm, i2 = eben über Alveolenrand.

Uk.: i1 = reichlich 1 mm, i2 = 0,5 mm über Alveolenrand.

#### 3. 4<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Wochen (32 Tage) alt

Basall.: 55,5 mm, Profill.: 64 mm, Breite: —

Noch keine Zähne durchgebrochen



Obk.: i1 und c = 2 mm, i2 und p4 = eben über Alveolenrand,  
i3 und p3 = bis zum Alveolenrand.

Uk.: i1 und i2 = 2 mm, c und p4 = wenig über Alveolenrand,  
i3 und p3 = bis zum Alveolenrand.

4. Etwa 6 Wochen alt

(Zoologisches Museum Berlin, aus Z. G. 1869, Nr. A 1810)

Basall.: 66,7 mm, Profill.: 76,8 mm, Breite: 50,3 mm

Noch keine Zähne durchgebrochen

Obk.: i2 = 2 mm über Alveolenrand, sonst wie 3.

Uk.: i3 = eben über Alveolenrand, sonst wie 3.

5. Etwa 13 Wochen alt (männlich)

(Zoologisches Museum Berlin [in Marseille gekauft, gestorben am  
7. 5. 1933 im Zoo Berlin], Nr. 45 793)

Basall.: 104,3 mm, Profill.: 124,4 mm, Breite: 74,2 mm

Milchgebiß in Stellung

Obk.: Anlagen von p1, m1 und m2 = tief in ihren Alveolen liegend  
sichtbar.

Uk.: p1 und m1 = mit Protoconid bis Alveolenrand, Anlage von m2  
= tief in Alveole liegend sichtbar.

6. 4 Monate bis 4 Monate und 1 Woche alt

a) (Zoologisches Institut der Universität Halle, aus dem Zoo Halle 1931)  
116 Tage alt,

Basall.: 122,8 mm, Profill.: 146,1 mm, Breite: 81,4 mm

b) 119 Tage alt,

Basall.: 134,5 mm, Profill.: 162 mm, Breite: 94,6 mm

c) 126 Tage alt (weiblich)

Basall.: 128,5 mm, Profill.: 153,5 mm, Breite: 90 mm

Milchgebiß noch in Funktion

Obk.: I1 = Spitze der Krone eben über Alveolenrand,  
p1 sowie m1 und P4 = erreichen mit Paraconus bzw. Protoconus  
den Alveolenrand.

Uk.: m1 = mit Proto- und Metaconid über Alveolenrand,  
p1 = erreicht Alveolenrand, I1 noch nicht.

7.  $4\frac{1}{2}$  bis  $4\frac{3}{4}$  Monate alt

a) 132 Tage alt (weiblich)

Basall.: 123 mm, Profill.: 150 mm, Breite: 87,2 mm

b) 132 Tage alt (weiblich)

Basall.: 145,6 mm, Profill.: 176,5 mm, Breite: 101,4 mm

c) 136 Tage alt (männlich)

Basall.: 159,2 mm, Profill.: 185 mm, Breite: 102,3 mm

d) 144 Tage alt (männlich)

Basall.: 130,5 mm, Profill.: 155 mm, Breite: 88,2 mm

Milchgebiß noch in Funktion

Obk.: I1, p1 und m1 = brechen durch den Kiefer, P4 = erreicht den Alveolenrand.

Uk.: p1 kommt  $\frac{1}{2}$  in Stellung, I1 und m1 = brechen durch den Kiefer.

8. 5 Monate alt

a) 151 Tage alt (weiblich)

Basall.: 151,7 mm, Profill.: 175,2 mm, Breite: 103,5 mm

b) 153 Tage alt (weiblich)

Basall.: 155,5 mm, Profill.: 179,3 mm, Breite: 98 mm

m1 und teils auch schon I1 brechen durch das Zahnfleisch

Obk.: m1 bricht durch das Zahnfleisch, teils auch schon I1, letzterer z. T. auch erst durch Kiefer.

P4 eben über Alveolenrand.

Uk.: m1 =  $\frac{1}{2}$  in Stellung, I1 teils erst durch den Kiefer brechend, teils schon Zahnfleisch erreicht.

9.  $5\frac{1}{2}$  Monate (164 Tage) alt

Basall.: 158,8 mm, Profill.: 184,9 mm, Breite: 99,8 mm

p4 fällt aus

Obk.: I1 und m1 gelangen in Stellung, P4 bricht durch den Kiefer, I2 erreicht den Alveolenrand.

Uk.: m1 und I1 gelangen in Stellung, I2 bricht durch den Kiefer.

10. Etwa 6 Monate alt

(Zoologisches Museum Berlin, aus den Pyrenäen, gestorben am 29. 7. 1928 bei Hagenbeck, Nr. 40 625)

Basall.: 124,5 mm, Profill.: 145,5 mm, Breite: 82,8 mm

Obk.: P4 bricht durch den Kiefer, m2 erreicht mit Proto- und Paraconus den Alveolenrand.

Uk.: I2 =  $\frac{1}{2}$  in Stellung, P4 und m2 brechen mit Protoconid durch den Kiefer.

11.  $6\frac{3}{4}$  Monate (206 Tage) alt

Basall.: 169,3 mm, Profill.: 194,7 mm, Breite: 111,2 mm

Obk.: I1 = in Stellung, I2 und P4 =  $\frac{1}{2}$  in Stellung.

Uk.: I1 und I2 = in Stellung, I3 und m2 = brechen durch den Kiefer.

12. Etwa 7 Monate alt

a) (Anatomisches Institut der Universität Halle)

Basall.: 160 mm, Profill.: 183 mm, Breite: 107,2 mm

b) Basall.: 161 mm, Profill.: 183,2 mm, Breite: 105,5 mm

Obk.: m2 bricht durch den Kiefer.

Uk.: P4 =  $\frac{1}{2}$  in Stellung, I3 bricht durch den Kiefer, P3 und m3 erreichen den Alveolenrand.

13. Etwa 10 Monate alt

Basall.: 189 mm, Profill.: 218 mm, Breite: 110,5 mm

- Obk.: m2 bricht distal erst durch den Kiefer, medial durch das Zahnfleisch, C =  $\frac{1}{2}$  cm über den Alveolenrand (c noch in Funktion).  
 Uk.: m2 kommt in Stellung, m3 bricht medial durch den Kiefer, C erreicht den Alveolenrand (c noch in Funktion).

14. Etwa 1 Jahr alt

- a) Basall.: 196,3 mm, Profill.: 219 mm, Breite: 123,2 mm  
 b) Basall.: 197,5 mm, Profill.: 220,1 mm, Breite: 123,1 mm  
 c) Basall.: 198 mm, Profill.: —, Breite: 125,2 mm

Alle Zähne des bleibenden Gebisses durch das Zahnfleisch gestoßen

Obk.: m2 = in Stellung, C = 1,6 bis 2,25 cm über Alveolenrand.

Uk.: m3 kommt in Stellung, C = 2 bis 2,25 cm über Alveolenrand.

15. Etwa 14 Monate alt

(Zoologisches Institut der Universität Halle, Nr. 51/120)

Basall.: 208 mm, Breite: 130,5 mm

Obk.: C reichlich 2,25 cm über den Alveolenrand erhoben.

Uk.: C 2 cm über den Alveolenrand erhoben.

Die nicht anders gekennzeichneten Schädel stammen aus dem Zoologischen Garten Leipzig.

### Durchbruchsfolge

Eine bestimmte, gesetzmäßig eingehaltene Durchbruchsfolge, wie sie z. B. bei den Primaten ermittelt werden kann, ergab sich bei den Braunbären nicht.

Die Durchbruchsfolge der Milchzähne war bei den einzelnen Braunbärenindividuen unterschiedlich. Dabei ist zu berücksichtigen, daß bei täglich einmaliger Kontrolle die tatsächliche Durchbruchsfolge nicht immer sicher ermittelt werden kann, da mehrere Zähne (vgl. S. 10) an einem Tage durchbrechen können.

Nach unseren Beobachtungen sind in den meisten Fällen die c die ersten Zähne des Milchgebisses, daneben häufig auch die i2. Seltener beginnt die Milchzahnung mit den p4, i2 oder den c.

Nach den in unterschiedlicher Reihenfolge erscheinenden c, i2 und p4, in deren Durchbruchsfolge sich sehr selten noch die i1 in den Fällen, in denen sie nicht so weitgehend reduziert sind einreihen können, folgen dann die i3, p3 und i1, wiederum in wechselnder Reihenfolge. Die Zahnung des Milchgebisses beschließen stets die i1 und p2.

Die Zahnung des bleibenden Gebisses wird eingeleitet mit dem Durchbruch der m1, die sich auch noch vor den Durchbruch der p2 schieben können. Es folgen darauf m1, p1, I1 und P2, wiederum in

unterschiedlicher Aufeinanderfolge. Ihnen folgen die  $\overline{I2}$ , und  $P4$ ; dann  $\overline{I2}$ ,  $\overline{P4}$ ,  $\overline{m2}$  und  $\overline{I3}$ ; darauf  $\overline{I3}$ ,  $\overline{m2}$  und  $P3$ . Den Abschluß der Zahnung bilden  $\overline{m3}$  und die C gegen Ende des 1. Lebensjahres. Mit dem Ausfall der c zu Beginn des 2. Lebensjahres und dem völligen „In-Stellung-Gehen“ der C in der ersten Hälfte des 2. Lebensjahres ist die Zahnung beim Braunbären zum Abschluß gekommen.

### Störungen beim Zahndurchbruch

Während bei jungen Großkatzen häufig der Ausfall des Milchgebisses bzw. vor allem der Durchbruch der bleibenden Zähne mit äußerlich wahrnehmbaren Veränderungen, wie Unwohlsein, Nahrungsverweigerung, Reizbarkeit, Durchfall und dergleichen, einhergeht, konnten solche Erscheinungen bei den Braunbären von mir nicht bemerkt werden, auch nicht, wenn etwa lange vor dem physiologischen Zahnausfall ein Milchzahn abgebrochen war. Dagegen wurden früher in Leipzig hin und wieder solche Erscheinungen beobachtet (Prof. Dr. Dathe, mündl.). Vlasák (1950) stellte bei einem Eisbären beim Wechsel der Milchzähne und auch beim Durchbruch der bleibenden Zähne kurz dauernde Störungen mit Erscheinungen von schlechter Laune, Mürrischsein, Speichelabsonderung und leichtem Durchfall fest.

Allerdings scheint der Durchbruch der Milchzähne zumindest künstlich aufgezogene Braunbären ebenso zu belasten wie junge Großkatzen. Jedenfalls war der Durchbruch der Milchzähne bei drei künstlich aufgezogenen Braunbären von Verdauungsstörungen (Durchfall) und gereiztem Zustand begleitet, sogar leichte Krampfstörungen traten auf.

Inwieweit solche Störungen auf die künstliche Ernährung zurückzuführen sind, muß offenbleiben, da Beobachtungen entsprechender Art bei den von der Mutter aufgezogenen Jungen nicht angestellt werden konnten. Dagegen beschreibt Rysgaard (1954) bei einem künstlich aufgezogenem Kodiakbären auch in der Zeit der Milchzahnentwicklung Störungen des Allgemeinbefindens und der Darmtätigkeit, die sehr wahrscheinlich mit dem Zahngeschehen in Verbindung gebracht werden müssen.<sup>1</sup> Es sei auch auf eine Bemerkung von Maass (1881) hingewiesen, wonach ein etwa  $1\frac{1}{3}$  Jahre alter

<sup>1</sup> In einer eben erschienenen Arbeit von Faust u. Faust (1959) über die künstliche Aufzucht eines Eisbären in Frankfurt a./M. wird auch über ähnliche Erscheinungen bei der Milchzahnung berichtet, die unmittelbar nach dem Zahndurchbruch jeweils verschwanden.



Braunbär im Zoologischen Garten Elberfeld „Zahnkrämpfe“ zeigte. Es erscheint freilich sehr fraglich, ob diese Krämpfe mit der Zahnung etwas zu tun hatten, denn diese hätte bei einem Bären vom angegebenen Alter bereits abgeschlossen sein müssen. Die Beschreibung der Krämpfe läßt die Vermutung aufkommen, daß es sich um epileptoide Krämpfe gehandelt haben könnte, die z. B. in Leipzig hin und wieder bei einem jungen weiblichen Malaienbären aufgetreten sind.

Nach Korkhaus (1929) können chronische Erkrankungen beim Menschen (z. B. Rachitis) verzögernd auf den Durchbruch der Zähne einwirken, hingegen akute, fieberhafte Erkrankungen den Zahndurchbruch fördern.<sup>1</sup> Da sich fast alle Braunbären in Leipzig ohne äußere Anzeichen einer Erkrankung entwickelten, läßt sich über den Einfluß solcher Störung auf den Zahnablauf kaum etwas sagen. Nur bei 0,1 v. d. „Parva“ (1957) trat in der ersten Hälfte des 8. Lebensmonats eine schwere Störung auf, deren Ursache aber nicht geklärt werden konnte. Das Tier magerte ab, zeigte Freßunlust, Mattigkeit und Schwäche. Gegen Ende des 8. Monats waren diese Erscheinungen abgeklungen, und das an sich etwas schwächere Tier, das freilich nun gegenüber den anderen noch weiter zurückgeblieben war, entwickelte sich wieder normal, ohne jedoch die anderen jemals einzuholen.

In dieser Zeit blieb das Tier auch offensichtlich in der Zahnung stecken, denn obschon alle bisher erschienenen Zähne des Milch- und bleibenden Gebisses recht frühe Durchbruchswerte hatten, brachen die P4 und I3 erst rund einen halben Monat später, als sie erwartet wurden, durch, d. h. erst nach dem Abklingen der Störung. Danach verlief die weitere Zahnung wieder normal, und die folgenden Zähne hatten wieder durchschnittliche Durchbruchswerte.

Ein anderer Bär, 0,1 v. d. „Octa“ (1958 [„Gilja“]), erkrankte gegen Ende des 3. Lebensmonats etwa 14 Tage an einer fieberhaften Erkältung, die mit Gewichtsabnahme und Freßunlust verbunden war. Zu dieser Zeit war das Milchgebiß bereits vollständig ausgebildet. Auf den 1<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Monate später einsetzenden Zahnwechsel hatte diese Störung keinen merkbaren Einfluß.

Daß zu geringe Nahrungsaufnahme bzw. nicht genügendes Nahrungsangebot von der Mutter, die zum Hungertode führen kann,

<sup>1</sup> Vgl. auch Fabian (1923) beim Kapuzineraffen, und Döcke (1957) u. a. beim Hund.

keinen Einfluß auf die Ausbildung des Milchgebisses zu haben braucht, wird an anderer Stelle (S. 120/121) ausgeführt.

Bemerkenswerterweise hatte auch die künstliche Aufzucht dreier junger Bären (1,0 v. d. „Magna“, 0,1 v. d. „Parva“, 0,1 v. d. „37er“, alle 1957) keinen merkbaren Einfluß auf die Milchezahntwicklung, obschon alle drei Tiere bis zum Abschluß der Milchezahntwicklung ein beträchtliches Untergewicht aufwiesen. Daß der Zahndurchbruch von 1,0 v. d. „Magna“ insgesamt mehr in der oberen Hälfte der Variationsbreite lag und 0,1 v. d. „Parva“ einige sehr frühe Durchbruchswerte zu verzeichnen hatte ( $\overline{i2}$ ), scheint mir nicht mit der Tatsache der künstlichen Aufzucht in ursächlichem Zusammenhang zu stehen.

### Zahnerkrankungen

Colyer (1936) beschreibt in seiner Monographie auch eine Reihe von Anomalien des bleibenden Braunbärenggebisses wie Über- bzw. Unterzahl von Zähnen und Stellungsanomalien. Abgesehen davon, daß sowohl die  $\overline{p4}$  als häufiger vor allem die  $\overline{p2}$  bzw. die  $\overline{P2}$  medial leicht nach palatinal gedreht stehend vorkommen können, wurden bei der Durchsicht der Schädel und bei den Lebendbeobachtungen keine Stellungsanomalien bemerkt. Da das gelegentliche Nichterscheinen der  $i1$  und  $p2$  nicht als Anomalie gedeutet werden darf, sondern unter Berücksichtigung der verschiedengradigen Rückbildung betrachtet werden muß, bleibt zu erwägen, ob das gelegentliche Fehlen der  $\overline{p3}$  (S. 58/59) auch unter dem Gesichtswinkel der Rückbildung gesehen werden kann oder als echte Anomalie gewertet werden darf.

Darüber hinaus wurden keine Unregelmäßigkeiten im Milchgebiß gefunden.

Zahnerkrankungen, wie die von Colyer (1939) und Hall (1945) angeführte, von erwachsenen Bären bekannte, Karies, wurden nicht bemerkt. Die relativ sehr kurze Funktionsdauer der Milchzähne beim Braunbären verhindert wohl das Auftreten solcher Schäden. Die Milchzähne werden meist schon gewechselt, wenn weitergehende Abnutzungserscheinungen noch kaum zu bemerken sind. Im allgemeinen werden nur die Kronenspitzen, vor allem bei den  $i2$ ,  $i3$ ,  $c$  und  $\overline{p4}$ , und besonders der Talonid der  $\overline{p4}$  stärker abgenutzt, letzterer z. T. fast plan abgeschliffen. Lediglich die Milchzähne des mir vorliegenden Schädels von 0,1 v. d. „37er“ (1948) — 127 Tage alt geworden — sind so stark abgeschliffen, daß an den  $\overline{p4}$  nur noch die

Basen der Höcker zu erkennen sind und jeweils am Protoconid die Pulpa eröffnet ist. Alle Zähne dieses Gebisses machen aber den Eindruck von ungenügender Verkalkung, so daß dieser Grad der Abnutzung wohl eine Ausnahme darstellt.

Im Zusammenhang mit dem Zahnwechsel steht die Erscheinung, daß die Schneidezähne und Eckzähne z. T. schon einige Monate vor dem Ausfallen schwarz werden. Bei Backzähnen wurde eine solche Verfärbung niemals bemerkt. Fast regelmäßig tritt sie aber bei den Eckzähnen auf, die, da sie die zuletzt gewechselten Zähne des Milchgebisses sind, meist bei den  $\frac{3}{4}$  Jahr alten Bären nicht nur schwarz werden und stark abgekaut sind, sondern häufig auch abbrechen (vgl. S. 45).

### Milchgebißentwicklung und Zahnwechsel bei anderen Ursiden

Über die Milchgebißentwicklung und den Zahnwechsel bei den anderen Ursiden weist die Literatur vor allem Angaben vom Eisbären (*Ursus* [*Thalarcos*] *maritimus* Phipps, 1774) auf, ferner einige spärliche Bemerkungen zur Zahnung beim Baribal (*Ursus americanus* Pallas, 1780), Brillenbär (*Ursus ornatus* Cuvier, 1825) und Kragenbär (*Selenarcos thibetanus* Cuvier, 1832). Im folgenden soll durch Zusammenstellung dieser und durch Auswertung eigener Daten des — mit Ausnahme des Brillenbären — zur Verfügung stehenden, freilich geringeren Materials geprüft werden, inwieweit der zeitliche Ablauf des Zahngeschehens beim Braunbären auch für die anderen Ursiden typisch ist.

#### 1. Eisbär (*Ursus* [*Thalarcos*] *maritimus* Phipps, 1774)<sup>1</sup>

##### a) Milchgebißentwicklung

Über den Durchbruch der Milchzähne des Eisbären liegen die Angaben von Vlasák (1950) vor, die bei der künstlichen Aufzucht

<sup>1</sup> Nach Thenius (1953) ist „der Eisbär ein erst in geologisch jüngster Zeit vom Braunbärenstamm abgespaltener Bär“, somit also nahe mit ihm verwandt. Thenius gelangte durch Vergleich des bleibenden Gebisses des Eisbären mit dem anderer Ursiden zu diesem Schluß. Die für die Backzähne des Dauergebisses der Eisbären so charakteristischen Merkmale (spitze Höcker, starke Reduktion des  $P_4$ ,  $\overline{m_2}$  und  $\overline{m_3}$ ) müssen nach Thenius von arctoiden Vorfahren abgeleitet werden. Seine einleuchtende Annahme steht im Gegensatz zu den älteren Meinungen von Maier v. Mayerfels (1929), Mottl (1934) u. a., die die gleichen Merkmale als ursprünglichere, somit also das Gebiß des Eisbären als primitiveren Typus ansehen.

eines Jungtieres gewonnen wurden, daneben solche für den Durchbruch einzelner Zähne von Kostjan (1934, 1954), Ouwehand (1939) und Schneider (1933). Aus dem Schneiderschen Archiv entnehme ich ferner Unterlagen über gelegentliche Beobachtungen an 10 (4,6) im Leipziger Zoo geborenen Eisbären.<sup>1</sup>

### Schneidezähne

Wie die Zahnmaße erkennen lassen, sind die Schneidezähne des Milchgebisses beim Eisbären denen der Braunbären sehr ähnlich. Um morphologische Unterschiede zwischen den entsprechenden Zähnen beider Arten herauszufinden, ist das mir zur Verfügung stehende Material zu gering, zumal bei beiden Arten eine beträchtliche individuelle Variation berücksichtigt werden muß.

Das erste Schneidezahnpaar beider Kiefer ist wie beim Braunbären stark reduziert. Die gewonnenen Zahnmaße entsprechen denen von Braunbärenzähnen.

#### Zahnmaße:

i1 (2 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 1,2 und 1,5 mm

palatinal-labial: 1,2 und 1,2 mm

Zahnlänge: 5,6 mm

i1 (4 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 1,1 bis 1,9 mm

lingual-labial: 1,1 bis 1,9 mm

Zahnlänge: nicht gemessen.

Während die i1 des Unterkiefers nach dem Leipziger Material in der 11. bis 13. Woche (nach Vlasák 15. Woche) durch das Zahnfleisch brechen, sind die i1 des Oberkiefers anscheinend häufig nicht mehr in der Lage, das Zahnfleisch zu durchstoßen. Weder Vlasák noch Schneider bemerkten die Anwesenheit der i1. Lediglich an dem Schädel eines 4 Monate alten Eisbären aus Grönland waren

<sup>1</sup> Nach Abschluß der Arbeit erschien von Faust und Faust (1959) eine Veröffentlichung über die künstliche Aufzucht eines Eisbären. Die darin angegebenen Daten für den Durchbruch der Milchzähne (nur diese wurden beobachtet) fallen jeweils in die hier für die einzelnen Zähne angegebene Zeitspanne mit Ausnahme der c, die bei diesem Eisbären bereits in der 7. Woche, links am 43., rechts am 45. Tag, durchbrachen. Verf. konnten auch im Gegensatz zu Vlasák (1950) und Schneider das Erscheinen der i1 in beiden Kiefern feststellen, und zwar im Unterkiefer am 96., im Oberkiefer am 98. Tag.



beide i1 sicher, an einem weiteren Schädel eines 5 Monate alten Eisbären sehr wahrscheinlich durch das Zahnfleisch gestoßen. Ob beim Eisbären die i1 stärker reduziert sind als beim Braunbären, läßt sich des geringen Materials wegen nicht sagen.

Auch die zweiten und dritten Schneidezahnpaare ähneln stark den entsprechenden Zähnen beim Braunbären. Wie die Zahnmaße erkennen lassen — die von Eisbären gewonnenen liegen entweder an der oberen Grenze der Variationsbreite der Maße von Braunbärenzähnen bzw. gehen ein wenig darüber hinaus —, können die i2 und die i3 beider Kiefer beim Eisbären insgesamt ein wenig kräftiger sein. Die i2 entsprechen sich bei beiden Arten.

#### Zahnmaße:

i2 (2 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 3,6 und 3,1 mm

palatinal-labial: 3,2 und 2,6 mm

Zahnlänge: 19,6 mm

i2 (3 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 2,8 bis 3,6 mm

lingual-labial: 2,1 bis 2,8 mm

Zahnlänge: 16,8 bis 17,3 mm

i3 (2 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 5 und 6 mm

palatinal-labial: 4,3 und 5 mm

Zahnlänge: 25,5 und 26,3 mm

i3 (3 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 4,8 bis 5,3 mm

lingual-labial: 3,2 bis 3,5 mm

Zahnlänge: 18,2 mm

Sowohl nach den Beobachtungen der oben genannten Autoren als auch nach den Untersuchungen an den Leipziger Eisbären fallen die Durchbruchzeiten der i2 und i3 in die für Braunbären ermittelte Zeit hinein. Die i2 erschienen in beiden Kiefern in der 7. bis 10. Woche, die i3 im Oberkiefer in der 8. bis 10., im Unterkiefer in der 8. bis 11. Woche. Bei einem Tier brachen die i2 allerdings in beiden Kiefern erst in der 13. Woche durch. Wie beim Braunbären erscheinen gewöhnlich die i2 in beiden Kiefern vor den i3.

#### Eckzähne

Die Eckzähne der Eisbären, deren Kronen nicht so stark nach distal abgebogen erscheinen wie die der Braunbären, sind meist etwas kräftiger als

bei diesen. Zwar schließen sich die erhaltenen Maße von Eisbärenzähnen eng an die von Braunbären gewonnenen an, doch liegen sie mehr im oberen Teil deren Variationsbreite.

#### Zahnmaße:

c (9 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 7,0 bis 8,3 mm

palatal-labial: 5,0 bis 6,1 mm

Zahnlänge: 33,8 mm (einmal gemessen)<sup>1</sup>

c̄ (5 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 7,3 bis 8,2 mm

lingual-labial: 4,9 bis 5,4 mm

Zahnlänge: 31,6 mm (einmal gemessen)<sup>1</sup>

Die Durchbruchzeit der Eckzähne fällt in die für Braunbären ermittelte Zeitspanne hinein und liegt in beiden Kiefern in der 8. bis 9. Lebenswoche.

#### Backzähne

Auch die letzten beiden Backzahnpaare schließen sich sowohl hinsichtlich ihrer Maße als auch der Durchbruchzeiten in beiden Kiefern an die der Braunbären an.

Während die p3 und p4 der Eisbären den entsprechenden Zähnen der Braunbären sehr ähnlich sind, unterscheiden sich vor allem die p4 der Eisbären deutlich von den p4 der Braunbären. Während bei letzteren Paraconid und Metaconid neben dem größeren Protoconid durchaus gut ausgebildet sind, treten bei den p4 der Eisbären der Paraconid, vor allem aber der Metaconid, stark gegenüber dem Protoconid zurück, der hier zu einer mächtigen Zacke, die der Krone der p3 ähnelt, ausgebildet ist. Mitunter läßt sich ein Metaconid kaum noch nachweisen. Die Höcker des Talonids sind bei den p4 der Eisbären gegenüber denen der p4 der Braunbären weniger deutlich entwickelt und kurz vor dem Wechsel der Zähne meist kaum noch zu erkennen. Die ganze Ausbildung der p4 der Eisbären läßt erkennen, daß diese Zähne wesentlich mehr zum Schneiden geeignet sind als die entsprechenden Zähne der Braunbären.

Die p3 der Eisbären ähneln zwar im ganzen stark den p3 der Braunbären, doch können sie bei ersteren stärker reduziert sein und mitunter eine fast knopfartige Krone besitzen, die vermutlich nicht mehr in jedem Fall durch das Zahnfleisch bricht. Ihre zwar meist noch deutlich getrennten, dicht aneinander verlaufenden Wurzeln sind mitunter zu einer einzigen verschmolzen.

<sup>1</sup> Beide Zähne haben noch offene Wurzeln, somit die volle Länge noch nicht erreicht.

## Zahnmaße:

p4 (4 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 8,9 bis 10,4 mm

palatinal-labial: 6,6 bis 7,4 mm

Zahnlänge: 14,9 mm (einmal gemessen)

p4 (4 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 10,5 bis 11,4 mm

lingual-labial: 3,6 bis 5 mm

Zahnlänge: 11 mm (einmal gemessen)

p3 (4 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 5,5 bis 6,4 mm

palatinal-labial: 3 bis 3,7 mm

Zahnlänge: 13,2 bis 13,5 mm

p3 (7 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 2,1 bis 4,4 mm

lingual-labial: 2,1 bis 3 mm

Zahnlänge: 7,1 mm (einmal gemessen).

Der Durchbruch der p4 erfolgt nach unserem Material in beiden Kiefern in der 7. bis 10. Woche, der Durchbruch der p3 im Oberkiefer in der 9. bis 10. Woche, im Unterkiefer in der 10. bis 11. Woche und somit zur gleichen Zeit wie der Durchbruch der entsprechenden Zähne beim Braunbären.

Sowohl von Knottnerus-Meyer (1908) als auch von Pohle (1923) wird angenommen, daß die in Kiefern von halbjährigen und älteren Eisbären gefundenen 2. Prämolaren Milchzähne sind, die persistieren, weil sie nicht gewechselt werden, d. h. also, daß beim Eisbären keine P2 in der zweiten Dentition ausgebildet werden. Auch das mir vorliegende Material ergibt, daß es sich bei den von Ende des 4. bis zum 9. bzw. 10. Lebensmonat vorhandenen 2. Prämolaren des Unterkiefers um Milchzähne handelt. Sie sind ebenso reduziert wie die betreffenden des Braunbären, doch scheinen sie ihrer nicht so gebogenen Form wegen regelmäßiger durch das Zahnfleisch zu stoßen. Mir liegen über den Durchbruch durch das Zahnfleisch nur die Angaben von Vlasák (1950) vor, der die p2 bei seinem künstlich aufgezogenen Eisbären am 117. bzw. 118. Tage als durchgebrochen meldet. Anscheinend kommt beim Eisbären ein P2 nicht mehr zum Durchbruch — weder durch Kiefer noch durch

Zahnfleisch. Jedenfalls konnte weder Pohle noch ich (11 + 15 Unterkiefer) einen  $\overline{P2}$  oder die zugehörige Alveole entdecken.

Auch die 2. Prämolaren des Oberkiefers eines etwa 5 Monate alten Eisbären des Berliner Zoologischen Museums halte ich dem Aussehen nach für Milchzähne. Sie sind etwa so groß wie die  $\underline{p2}$  der Braunbären, haben eine kaum von der seitlich komprimierten Wurzel abgesetzte, knopfförmige Krone, die bis auf einen winzigen, die Kronenmitte durchziehenden Grat keine Differenzierungen erkennen läßt. Die Wurzel verläuft zunächst senkrecht in den Kiefer, ist aber vor der Wurzelspitze stark nach medial umgebogen. Es ist anzunehmen, daß diese  $\underline{p2}$  in beiden Kiefern das Zahnfleisch durchstoßen hatten (Vlasák hatte bei seinem Eisbären im Oberkiefer das Erscheinen der  $\underline{p2}$  am 124. bzw. 125. Tage bemerkt).

Maße der beiden Zähne ( $\underline{p2}$ ):

Krone medial-distal: 2,5 und 2,6 mm

palatinal-labial: 2,3 und 1,8 mm

Zahnlänge: 8,3 mm (einmal gemessen)

Bei 14 weiteren Eisbärenschädeln von Tieren im Alter von reichlich 3 bis etwa 15 Monaten haben 9 einseitig oder beiderseits noch 2. Prämolaren, die ich für der zweiten Dentition zugehörige Zähne halten möchte. 3 weitere Schädel haben noch die Alveolen dieser Zähne. Lediglich der Schädel des ältesten (etwa 15 Monate alten Bären) läßt auch davon keine Reste mehr erkennen. Diese Zähne sind größer als die oben beschriebenen.

Zahnmaße:

$\underline{P2}$  (8 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 3,3 bis 3,5 mm

palatinal-labial: 2,8 bis 3,2 mm

Zahnlänge: konnte nicht gemessen werden

Ihre ebenfalls knopfartige, wenig differenzierte Krone ist gut von der Wurzel abgesetzt. Außerdem weist m. E. auch der Umstand, daß bei den Zähnen eines  $4\frac{1}{2}$  Monate alten Eisbären die Wurzel noch nicht die Hälfte der mutmaßlichen Länge erreicht hat, jedenfalls noch an der Spitze mehr als 1 mm weit offensteht — die Wurzel ist übrigens drehrund —, darauf hin, daß es sich um bleibende Zähne handeln muß. Bei dem oben genannten, etwa 2 Wochen älteren Eisbären, der die beiden  $\underline{p2}$  trägt, sind die Wurzeln dieser Zähne völlig ausgebildet. Außerdem erheben sie sich über den Kie-



fer, auch im Gegensatz zu den anderen, die nur eben den Kieferrand erreicht haben.

Bei folgenden Schädeln wurden diese mutmaßlich zur zweiten Dentition gehörenden P2 festgestellt:

Bei 3 (etwa 3 bis  $3\frac{1}{2}$  Monate alten Bären) in Alveolenhöhe  
 bei 2 (von 4 bis  $4\frac{1}{2}$  Monate alten Bären) etwas über Alveolenrand  
 bei 2 (von 5 bis  $5\frac{1}{2}$  Monate alten Bären) halb über Kieferrand  
 bei 3 (von 6,  $7\frac{1}{2}$  und 9 Monate alten Bären) völlig, ob durch Zahnfleisch fraglich  
 bei 3 (von  $10\frac{1}{2}$  bis 14 Monate alten Bären) nur noch Alveolen

Ob die P2 das Zahnfleisch durchstoßen, erscheint fraglich. Unter der Voraussetzung, daß ähnliche Verhältnisse vorliegen wie beim Braunbären, kann man annehmen, daß auch beim Eisbären zwischen der Ausbildung der p2 und P2 ein gewisser Zusammenhang besteht, derart, daß entweder ein kräftiger p2 ausgebildet wird, der auch am Ende des 3. Lebensmonats das Zahnfleisch durchstößt, dann vermutlich im 5., 6. Monat ausfällt, oder daß ein stark reduzierter Milzhahn (oder ein Rudiment, das den Kiefer nicht mehr durchstößt) gebildet wird, der einem P2 nicht hinderlich ist. Dieser Zahn der zweiten Dentition erreicht Mitte des 3. Lebensmonats den Alveolenrand, entwickelt sich aber sehr langsam weiter, hat sich erst rund 3 Monate später völlig ausgebildet, durchstößt aber vermutlich nie das Zahnfleisch. Auch dieser Zahn verschwindet meist gegen Ende des 1. Lebensjahres (also noch früher als beim Braunbären) und bleibt nur ausnahmsweise bis ins späte Alter erhalten (Schädel 581, Zoologisches Institut Halle).

Die ersten Prämolaren - ob sie wie beim Braunbären zur ersten Dentition gehören, konnte, da kein Material zur histologischen Bearbeitung zur Verfügung stand, nicht nachgeprüft werden - brechen später als beim Braunbären durch die Kiefer: im Unterkiefer Ende des 4., im Oberkiefer im 5. Monat. Wann sie das Zahnfleisch durchstoßen, war an den vorhandenen Schädeln nicht einwandfrei zu erkennen, doch dürfte es kaum vor dem 6. Monat sein (Braunbär 5. bis 9. Monat).

Wie beim Braunbären sind die p1 beider Kiefer Zähne mit ganz flacher Krone. Die p1 sind in der medial-distalen Achse wesentlich größer, die p1 entsprechen den p1 der Braunbären.

## Zahnmaße p1:

Oberkiefer (4 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 5,4 bis 6,2 mm

palatinal-labial: 4,1 bis 5,1 mm

Zahnlänge: 8,4 bis 9,6 mm

Unterkiefer (3 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 7,5 bis 8,5 mm

lingual-labial: 4,6 bis 5 mm

Zahnlänge: 8 mm

Den Eisbären käme somit die gleiche Zahnformel für das Milchgebiß zu wie den Braunbären:

$$\begin{array}{ccccccc} i1 & i2 & i3 & c & p2 & p3 & p4 \\ i1 & i2 & i3 & c & (p2) & (p3) & p4 \end{array} = \begin{array}{l} 24 \text{ bis } 26 \text{ Zähne (28, wenn sowohl } \overline{p2} \text{ als} \\ \text{auch } \overline{p3} \text{ vorhanden sind)} \end{array}$$

Es muß aber durch Einführen der Klammern gekennzeichnet werden, daß die  $\overline{p3}$  beim Eisbären häufiger als beim Braunbären nicht durch das Zahnfleisch stoßen.

## b) Ausbildung des Dauergebisses

Zum Wechsel der Zähne beim Eisbären liegen in der Literatur Beobachtungen an lebenden Tieren nur von Vlasák (1950) und Schneider (1933) vor, die Schneidezähne des bleibenden Gebisses und den Durchbruch des ersten Molaren m1 beider Kiefer betreffend.

## Schneidezähne und medialer Molar

Wie beim Braunbären kommen die Milchzähne einige Zeit zusammen mit ihren Nachfolgern vor, ehe sie ausfallen. Folgende Durchbruchzeiten wurden, unter Berücksichtigung der in der Literatur angegebenen Daten, für den Eisbären an gefangengehaltenen Tieren nach Lebendbeobachtungen ermittelt. Wie noch gezeigt wird, stimmen sie nicht mit den nach Schädeluntersuchungen errechneten Daten überein.

I1 in beiden Kiefern	Ende 5. bis 7. Lebensmonat
$\overline{I2}$	8. bis 9. Lebensmonat
$\overline{I2}$	7. bis 8. Lebensmonat
I3	9. bis 10. Lebensmonat
$\overline{I3}$	7. bis 10. Lebensmonat
m1	6. Lebensmonat
$\overline{m1}$	5. bis 6. Lebensmonat

Die Daten für I1 und m1 schließen sich den von Braunbären erhaltenen an, die für I2 und besonders für I3 liegen um ein geringes später. Nach Beobachtung der Zahnung dreier zur Zeit im Leipziger Zoo lebender Jungeisbären bekommt man den Eindruck, daß im Vergleich zum Braunbären die I3 und mehr noch die C — übrigens nach Schädeluntersuchungen auch die  $\overline{m3}$  — beim Eisbären bis zum völligen „In-Stellung-Gehen“ einen längeren Zeitraum benötigen. Man kann eine größere Differenz erwarten, je später die betreffenden Zähne in der Zahnfolge stehen. Vielleicht läßt sich diese erst am Ende des 1. Lebensjahres auffällige leichte Verzögerung der Zahnentwicklung und der spätere Abschluß der Zahnung überhaupt mit einer gegenüber dem Braunbären etwas verzögerten Allgemeinentwicklung des Eisbären, die sich z. B. u. a. in einem späteren Erreichen der Geschlechtsreife ausdrückt, erklären.

### Eckzähne

Aus dem Berliner Tierpark liegt eine Beobachtung vom Durchbruch der bleibenden Eckzähne vor: die C erschienen ungefähr zu Beginn des 11., die  $\overline{C}$  gegen Ende des 11. Lebensmonats. Diese Daten fallen in die vom Braunbären bekannten hinein (über die etwas langsamere Entwicklung vgl. das oben Gesagte).

Pedersen (1931) gibt das Alter der Eisbären zum Zeitpunkt des Zahnwechsels in der Freiheit mit einem Jahr an. Da diese Bemerkung im Widerspruch zu den an gefangengehaltenen Eisbären beobachteten Daten steht, meinte schon Schneider (1933), diese Angabe nur auf den Wechsel der Canini beziehen zu müssen. Dieser ist sehr auffallend, weil die Eisbären vermutlich ebenso wie die Braunbären die Eckzähne beider Dentitionen viele Wochen nebeneinander tragen können. Diese Annahme schließt sich den hier mitgeteilten Beobachtungen an.

Nach den in den letzten Jahren im Leipziger Zoo gehaltenen Jungeisbären scheinen die C erst mit der Vollendung des zweiten Lebensjahres vollständig ausgebildet zu sein. Das Zahngeschehen ist damit beim Eisbären mit Vollendung des 2. Lebensjahres abgeschlossen.

Für die Ausbildung der restlichen Zähne des Dauergebisses liegt in der Literatur nur die Arbeit von Pohle (1923) vor, deren Ergebnisse nach Schädeluntersuchungen gewonnen wurden. Diese Arbeit bringt von den bei Braunbären ermittelten Werten allerdings ab-

weichende Daten, für die zuletzt erscheinenden Back-, Eck- und Schneidezähne immer stärker abweichende bis zu maximal fast einem Jahr. Wie im folgenden ausgeführt wird, liegt sehr wahrscheinlich dieser Differenz eine falsche Altersschätzung der Schädel mit der Annahme einer zu späten Geburtszeit zugrunde.

Bis in die neueste Literatur besteht eine Differenz zwischen den Angaben über die mutmaßliche Werfzeit des Eisbären in freier Wildbahn und denen über bisher in Gefangenschaft erfolgten Geburten. Alle bisher gesicherten Würfe von Eisbären ereigneten sich, soweit sie mir bekannt geworden sind, in zoologischen Gärten in der Zeit vom 9. November bis 28. Dezember. Dieser Zahl liegen alle mir aus der Literatur<sup>1</sup> bzw. aus dem Archiv K. M. Schneiders (Schriftwechsel mit Herrn Direktor Curry-Lindahl, Stockholm, vom März 1954) bekannt gewordenen und die Leipziger Geburten zugrunde. Die Daten aus der Literatur stammen sowohl aus Mitteleuropa als auch aus Nordamerika und der Sowjetunion. Nicht berücksichtigt wurde eine auch von Curry-Lindahl als nicht gesichert angegebene Geburt in Stockholm vom 31. Januar.

Demgegenüber geben übereinstimmend Forscher und Reisende, die Eisbären in verschiedenen Gegenden in freier Wildbahn beobachteten, als Werfzeit stets die ersten Monate des Jahres an, so z. B. Vanhöffen (1897): April, auch einige Monate früher; Manniche (1910): Februar bis März; Nansen (1926): Januar bis Februar; Zalkin (1936): Januar bis Mai (!); Schereschewskij (1949): Januar bis März; Pedersen (1945 und 1957): Anfang bis Ende Januar.

Diese Angaben aus der Freiheit beruhen auf Schätzungen, denn bisher sind nach Pedersen (1957): „neugeborene Junge, soweit mir bekannt, noch nicht in freier Wildbahn gefunden worden“. Zu der Annahme einer Werfzeit in den ersten Monaten des Jahres hat der Umstand geführt, daß es bisher noch nicht gelungen ist, unter den Ende Oktober/Anfang November (Pedersen, 1945) in eine Schneehöhle zum Werfen sich zurückziehenden Eisbärinnen eine mit Embryonen nachzuweisen.<sup>2</sup> Unter Berücksichtigung der Annahme, daß die Embryonalentwicklung erst nach dem Eingraben einsetzt, kamen die genannten Autoren zu der Mutmaßung, die Werfzeit der Eisbären müsse in den ersten Monaten des Jahres liegen.

Durch die freundliche Vermittlung von Herrn Prof. Pedersen (Kopenhagen) und durch das außerordentliche Entgegenkommen von Herrn Prof. Dr. Spärck (Zoologisches Museum Kopenhagen) war es mir möglich, gleichfalls wie Pohle (1923) eine Anzahl Schädel von Eisbären, die noch im

<sup>1</sup> Kostjan (1934, 1954), Schneider (1933), Vlasák (1950), Ouwehand (1939) u. a. (s. Literaturzusammenstellung).

<sup>2</sup> Bekanntlich wird die Eisbärin in der Zeit von Ende März bis Ende April/Anfang Mai brünstig und beschlagen. Mit Prell (1931) nimmt man heute an, daß auch beim Eisbären eine Keimlingsruhe vorkommt, die möglicherweise erst mit dem Einzug der Bärin in das Winterlager abgeschlossen wird.



Zahngeschehen standen und aus der Freiheit stammten, zu untersuchen. 8 Schädeln kam dabei ein besonderer Wert zu, weil sie den Vermerk des Schußdatums trugen.

Die Schädel der jüngsten Eisbären konnten an Hand der an lebenden Eisbären festgestellten Zahnentwicklung ziemlich genau auf das Alter geschätzt werden. Einen wichtigen Hinweis boten darüber hinaus Vergleiche der Schädelmaße.

Für fast alle diese Schädel konnte ich dem Alter genau entsprechende Braunbärenschädel aus dem Zoo mit genau bekannten Geburts- und Todesdaten finden, die übrigens annähernd die gleichen Maße aufwiesen.

Ein Vergleich der Eisbärenschädel aus freier Wildbahn mit Braunbärenschädeln aus dem Zoo zeigte nicht nur, wie schon beim Vergleich der Zahnentwicklung in Gefangenschaft lebender Eis- und Braunbären festgestellt wurde, daß tatsächlich die Zahnentwicklung bei beiden Bärenarten annähernd in gleichen Zeiträumen vor sich geht. Es ergab sich daraus ganz eindeutig für alle 8 Schädel mit bekanntem Schußdatum, daß die Geburtszeit der betreffenden Bären Ende November/Anfang bis höchstens Ende Dezember gelegen haben mußte, d. h. also zu dem gleichen Zeitpunkt, zu dem auch in Gefangenschaft die Eisbären geboren werden.<sup>1</sup> Unter Berücksichtigung dieses Ergebnisses lassen sich auch Pohles Befunde ohne Ausnahme völlig in die hier gewonnenen einordnen.

### Backzähne

Nach den mir vorliegenden Schädeln ergeben sich, wenn man von einer Geburtszeit November/Dezember ausgeht, für die Backzähne folgende Durchbruchzeiten:

p1 s. S. 100.

P2 s. S. 100.

$\overline{P3}$  nicht klar zu erkennen, vermutlich 8. bis 9. Monat.

$\overline{\overline{P3}}$  bricht offenbar niemals mehr durch das Zahnfleisch, evtl. auch nicht mehr durch den Kiefer.

---

<sup>1</sup> Damit wird die Frage aufgeworfen, in welcher Zeit sich die Embryonen beim Eisbären entwickeln, da, wie schon gesagt, nach Pedersen (1945) bisher auch bei den im Oktober geschossenen Eisbären noch keine Keimlinge nachgewiesen werden konnten. Obwohl bei Eisbären, weil sie sehr unentwickelt geboren werden, sicher mit einer kurzen Entwicklungszeit zu rechnen ist, möchte man diese doch auf mindestens 1½ bis 2 Monate schätzen (Hunde haben eine durchschnittliche Tragzeit von 62 Tagen). Die Frage zu beantworten, ob nicht doch bei in dieser Jahreszeit in Menschenhand fallenden, mutmaßlich trächtigen Bärinnen ein Stadium der Keimesentwicklung, wenn nötig durch mikroskopische Untersuchungen, gefunden werden kann, das einer Geburtszeit Ende November bis Ende Dezember entspricht, muß weiterer Forschung überlassen bleiben.

P4 ab 6. Monat.

$\overline{\overline{P4}}$  etwas nach dem oberen Partner, vermutlich 7. bis 8. Monat.

m1 s. S. 101.

m2 im 8. bis 9. Monat.

$\overline{\overline{m2}}$  vor dem oberen Partner, im 7. bis 8. Monat.

$\overline{\overline{m3}}$  im 12. Monat.

Diese Daten entsprechen den von Braunbären gewonnenen, die für  $\overline{\overline{m3}}$  liegen an der Grenze der Durchbruchsspanne der  $\overline{\overline{m3}}$  für Braunbären. Die von Pohle (1923) angegebene Zahnformel kann im wesentlichen bestätigt werden, nur müßte die  $\overline{\overline{P2}}$  nach dem auf Seite 99 bis 100 Gesagten mit berücksichtigt werden, so daß sich für die Prämolaren ergibt:

$$\frac{p1 \ (P2) \ P3 \ P4}{p1 \qquad \qquad P4}$$

Tabellarische Aufstellung der 15 bearbeiteten Eisbärenschnäbel

#### 1. Etwa 13 Wochen alt

- a) Kopenhagen mkI, von Pedersen aus Ostgrönland, mit mkII am gleichen Tag erlegt: 23. 3. 1933, mutmaßliche Geburtszeit: 2. Hälfte Dezember 1932.

Basall.: 100,5 mm, Breite: 74,3 mm

Obk.: bis auf i1 Milchgebiß vollständig, i3 und c noch nicht ganz in Stellung.

Uk.: bis auf  $\overline{\overline{p2}}$  (ausgefallen) Milchgebiß vollständig, i3 und  $\overline{\overline{c}}$  nicht ganz in Stellung.

- b) Kopenhagen mkII, von Pedersen aus Ostgrönland, mit mkI am gleichen Tage erlegt.

Basall.: 100,9 mm, Breite: 74 mm

Obk.: wie a), ohne p2. Die P2 stecken noch tief in Alveole.

Uk.: wie a), ohne  $\overline{\overline{p3}}$  bzw. dessen Alveole.

#### 2. Etwa 15 Wochen alt

Kopenhagen CN 3319, aus Ostgrönland.

Basall.: 114,2 mm, Breite: 84,6 mm

Obk.: Milchgebiß vollständig entwickelt, P2 erreichen den Alveolenrand.

Uk.: Es fehlen die p2 und p3 (ausgefallen), p1 erreichen den Alveolenrand.

#### 3. Etwa 4 $\frac{1}{2}$ Monate alt

Kopenhagen CN 1279, von Manniche aus Nordostgrönland am 12. 4. 1907 erlegt, mutmaßliche Geburtszeit: 1. Hälfte Dezember 1906.

Basall.: 129,5 mm, Breite: 92 mm

Obk.: i1 ausgefallen, p1 erreichen Alveolenrand.

Uk.: i1 ausgefallen, p1 brechen durch den Kiefer, m1 erreichen Alveolenrand.

#### 4. Etwa 5 Monate alt

a) Kopenhagen CN 1665, von Freuchen.

Basall.: 129,5 mm, Breite: 92,8 mm

Obk.: I1 und m1 wollen durch den Kiefer brechen.

Uk.: wie oben.

b) Zoologisches Museum Berlin 9771, von Vanhöffen aus Grönland.

Basall.: 146 mm, Breite 99,3 mm

Obk.: wie a), P4 nähern sich Alveolenrand.

Uk.: wie a).

#### 5. Etwa 5 $\frac{1}{2}$ Monate alt

a) Kopenhagen CN 593 aus Grönland (Upernavik).

Basall.: 146,5 mm, Breite: 101,9 mm

Obk.: I1 und p1 durch Kiefer gebrochen, noch nicht durch Zahnfleisch.

Uk.: m1 bricht bald durch das Zahnfleisch, I1 erreicht Alveolenrand.

b) Kopenhagen CN 600, aus Grönland (Upernavik).

Basall.: 145 mm, Breite: 98,7 mm

Obk.: wie a), die I1 brechen durch den Kiefer.

Uk.: wie oben.

#### 6. Etwa 6 Monate alt

a) Kopenhagen CN 4100, von Vibe aus West vor Ellesmereland, Canada, erlegt am 10. 4. 1940, mutmaßliche Geburtszeit: Mitte November 1939.

Basall.: (etwa 153 mm), Breite: 101,5 mm

Obk.: m1 rückt in Stellung, I1 bricht mit ganzer Krone durch den Kiefer, P4 erreicht Alveolenrand.

Uk.: P4 erreicht Alveolenrand.

b) Kopenhagen CN 585, von Rudolph aus Westgrönland (Jakobshavn).

Basall.: 140 mm, Breite 97,3 mm

Obk.: wie a).

Uk.: I1 bricht durch den Kiefer.

#### 7. Etwa 9 Monate alt

Kopenhagen CN 1059, von Jensen aus Ostgrönland, erlegt am 25. 8. 1900, mutmaßliche Geburtszeit: Mitte November 1899.

Basall.: 221,4 mm, Breite: 132 mm

Obk.: I1, I2, p1, P4 und m1 in Stellung, i3 und c noch vorhanden, m2 =  $\frac{1}{2}$  durch den Kiefer gebrochen, I3 erreichen eben den Alveolenrand.

Uk.: I1, I2, p1, P4, m1 und m2 in Stellung, I3 =  $\frac{1}{2}$  durch den Kiefer gebrochen, m3 erreicht den Alveolenrand.

## 8. Etwa 10 Monate alt

- a) Kopenhagen CN 850, aus Ostgrönland, erlegt am 25. 10. 1892, mutmaßliche Geburtszeit: Mitte Dezember 1891.

Basall. und Breite wegen Beschädigung nicht meßbar.

Obk.: I3 und m2 fast ganz in Stellung.

Uk.: fehlt.

- b) (Eisbärenunterkiefer) Kopenhagen CN 857, aus Ostgrönland, erlegt am 25. 10. 1892.

Uk.: m3 brechen durch den Kiefer, C erreichen Alveolenrand, rechts ein P3 vorhanden, der aber das Zahnfleisch nicht durchbrochen hatte.

9. Etwa 12 $\frac{1}{2}$  Monate alt

Kopenhagen CN 2617, von Pedersen aus Ostgrönland (Weibchen), erlegt am 6. 12. 1928, mutmaßliche Geburtszeit: 2. Hälfte November 1927.

Basall.: 189,5 mm, Breite 115,5 mm

In allen Kiefern die c noch erhalten, die C ragen etwa 0,75 cm über den Alveolenrand, I3 noch nicht völlig in Stellung, ebenso die  $\overline{m3}$ , sonst Dauergebiß ohne P2 und P3 im Unterkiefer.

## 10. Etwa 13 Monate alt

Kopenhagen CN 2616, von Pedersen aus Ostgrönland, erlegt am 3. 2. 1928, mutmaßliche Geburtszeit: Dezember 1926.

Basall.: 232 mm, Breite: 140,25 mm

Die C ragen im Oberkiefer rund 1 cm, im Unterkiefer rund 1,5 cm über den Alveolenrand; links oben noch ein c erhalten. Die übrigen Dauerzähne sind in Stellung.

## 11. Etwa 14 bis 15 Monate alt

Greifswald (Anatomische Sammlung).

Basall.: 233 mm, Breite: 139,5 mm

In allen Kiefern rücken die C  $\frac{1}{2}$  in Stellung.

2. Baribal (*Ursus americanus* Pallas, 1780)

## a) Milchgebißentwicklung

Über den Durchbruch der Milchzähne des Baribals liegen in der Literatur, soweit mir bekannt wurde, nur einige ungefähre Angaben in der Arbeit von Schlott (1950) vor. Aus dem Schneiderschen Archiv stehen mir Aufzeichnungen von 2,4 im Zoo Leipzig geborenen Baribals zur Verfügung.

Nach den Leipziger Beobachtungen ergibt sich, daß die Entwicklung der Milchzähne des Baribals ebenfalls in der gleichen Reihen-



folge wie beim Braunbären vor sich geht. Auch der Durchbruch durch das Zahnfleisch ereignet sich etwa zur gleichen Zeit, im Durchschnitt vielleicht etwas früher als beim Braunbären.

Folgende Daten ergaben sich:

- i1 im Oberkiefer 9. Woche, im Unterkiefer nicht sicher beobachtet.
- i2 in beiden Kiefern 5. bis 9. Woche (Braunbär 7. bis 9. Woche).
- i3 im Oberkiefer 6. bis 9., im Unterkiefer 6. bis 10. Woche (Braunbär Oberkiefer 8. bis 12., Unterkiefer 9. bis 12. Woche).
- c in beiden Kiefern 6. bis 7. (8.?) Woche (Braunbär 7. bis 8. im Oberkiefer, 7. bis 9. Woche im Unterkiefer).
- p2 Es liegen keine Beobachtungen vor. Sie werden aber wohl in beiden Kiefern regelmäßig ausgebildet.
- p3 im Oberkiefer 9. bis 11., im Unterkiefer 10. bis 11. Woche (Braunbär Oberkiefer 8. bis 11., Unterkiefer 9. bis 13. Woche).
- p4 in beiden Kiefern 7. bis 11. Woche (Braunbär 7. bis 9. Woche in beiden Kiefern).

Nach Schlott (1950) brachen bei dem von ihm aufgezogenen Baribal die Zähne des Vordergebisses bereits in der 4. bis 6. Lebenswoche durch, also noch wesentlich früher als bei den Leipziger Bären, die Backzähne hingegen ungefähr zur gleichen Zeit wie die der Leipziger Tiere.

Ob diese Ergebnisse im allgemeinen auf eine frühere Zahnentwicklung, vornehmlich im Vordergebiß, beim Baribal schließen lassen, vermag ich des geringen Materials wegen nicht zu entscheiden. Allerdings möchte Schlott (1950) dem Baribal „in mancher Beziehung“ (z. B. in bezug auf das Laufenlernen) eine etwas schnellere Entwicklung als dem Braunbären zugestehen. In diesem Zusammenhang sei auch auf eine von Ehrenberg (1931) zitierte Bemerkung von Curwood hingewiesen, nach der die Jungen des Baribals größer als die des Braunbären zur Welt kommen sollen.<sup>1</sup> Wie nachfolgend dargestellt wird, scheint sich allerdings die Ausbildung des bleibenden Gebisses beim Baribal etwas rascher zu vollziehen.

#### b) Ausbildung des Dauergebisses

Als Beitrag zur Frage des Zahnwechsels beim Baribal konnte ich in der Literatur nur die Beschreibung eines Schädels durch Starck (1935) ermitteln. Nach Angabe dieses Autors stammt der Schädel von einem etwa 7 Monate alten Tier (Basallänge 152 mm, Breite

<sup>1</sup> 2 Monate alte, in Leipzig geborene Baribals sind allerdings leichter gewesen als gleichaltrige Braunbären.

102 mm). Im Vergleich zu der Zahnentwicklung eines gleichaltrigen Braunbären zeigt dieser Schädel eine etwas fortgeschrittenere Zahnung, vor allem in der Ausbildung der  $\underline{I2}$ ,  $\underline{I3}$ ,  $\underline{P3}$ ,  $\underline{P4}$  und  $\underline{m2}$ .

Nach Beobachtungen bei den im Leipziger Zoo großgezogenen Baribals ergibt sich als Durchbruchszeit für die bleibenden Zähne:

$\underline{I1}$  in beiden Kiefern im 6. Monat (wie Braunbär).

$\underline{I2}$  in beiden Kiefern Ende des 6. Monats (Braunbär  $\frac{7. \text{ bis } 8.}{6. \text{ bis } 7.}$  Monat).

$\underline{I3}$  Oberkiefer im 8., Unterkiefer im 7. Monat (Braunbär  $\frac{8. \text{ bis Anf. } 9.}{7. \text{ bis } 8.}$  Monat).

$\underline{C1}$  in beiden Kiefern im 8. bis 9. Monat (Braunbär  $\frac{10. \text{ bis } 12.}{12. \text{ bis } 14.}$  Monat).

$\underline{p1}$  in beiden Kiefern im 7. bis 8. Monat (Braunbär  $\frac{6. \text{ bis } 9.}{5. \text{ bis } 9.}$  Monat).

$\underline{P2}$  u.  $\underline{P3}$ . Es liegen keine Beobachtungen vor. Nach Starck (1935) waren am Schädel eines etwa 7 Monate alten Tieres die  $\underline{P2}$  und  $\underline{P3}$  beider Kiefer in Stellung, müssen also schon vor dem 7. Monat durch das Zahnfleisch gestoßen sein (Braunbär  $\underline{P2}$ : 5. bis 6. Monat,  $\underline{P3}$ : in beiden Kiefern 8. bis 9. Monat).

$\underline{P4}$  Oberkiefer im 6. bis 7., Unterkiefer im 7. bis 8. Monat (Braunbär  $\frac{6. \text{ bis } 7.}{7. \text{ bis } 8.}$  Monat).

$\underline{m1}$  in beiden Kiefern im 5. Monat (Braunbär  $\frac{5. \text{ bis } 6.}{5.}$  Monat).

$\underline{m2}$  in beiden Kiefern im 6. bis 7. Monat (Braunbär  $\frac{8. \text{ bis } 9.}{7. \text{ bis } 8.}$  Monat).

$\underline{m3}$  Es liegen keine Beobachtungen vor.

Auch hier ergibt sich ein früherer Durchbruch der Zähne des Vordergebisses beim Baribal im Vergleich zum Braunbären. Inwieweit freilich das geringe Material mit dafür verantwortlich zu machen ist, müssen weitere Beobachtungen lehren.

Über den Wechsel der zweiten und dritten Prämolaren liegen keine Beobachtungen am lebenden Tier vor, doch findet in der Regel ein solcher statt. Auch der  $\underline{p2}$  scheint stets ersetzt zu werden, jedenfalls zeigten 2 Schädel des Berliner Zoologischen Museums noch die  $\underline{p2}$ .

<sup>1</sup> Diese Werte verdanke ich dem Berliner Tierpark. Obschon freilich das genaue Geburtsdatum des beobachteten Baribals nicht bekannt ist, kann man es sicher im Januar annehmen. Jedenfalls sind in Gefangenschaft bisher die Baribals stets — auch in Leipzig — im Januar geboren worden (vgl. Brehms Tierleben, 4. Aufl., Bd. 12, S. 413).

Maße von  $\overline{p2}$ :

Krone medial-distal: 2,4 und 2,8 mm

lingual-labial: 2,3 und 2,5 mm

Zahnlänge: nicht gemessen

Zwei weitere Schädel weisen noch die  $\overline{P2}$  auf.

Maße von  $\overline{P2}$ :

Krone medial-distal: 4,7 und 5,3 mm

lingual-labial: 3,3 und 3,9 mm

Zahnlänge: nicht gemessen

Die Zähne beider Dentitionen sind im Aussehen sehr ähnlich, aber beide durch ihre Größe voneinander unterschieden.

Die  $P2$  des Oberkiefers maßen (5 Zähne gemessen):

Krone medial-distal: 3,7 bis 4,7 mm

palatinal-labial: 2,5 bis 3,6 mm

Leider konnten keine  $p2$  gemessen werden. Dieser Zahn hat auch beim Baribal offenbar eine sehr kurze Dauer. Die  $\overline{P2}$  scheinen erst sehr spät durch das Zahnfleisch zu stoßen und auch nur eine mehr oder minder begrenzte Funktionsdauer zu haben. Von 15 Schädeln aus dem Berliner Zoologischen Museum von Tieren unbekannten, unterschiedlichen Alters hatten 11 die  $\overline{P2}$  oder deren Alveolen beiderseits und 1 Schädel nur einerseits aufzuweisen, bei 3 Schädeln fehlten diese. Die  $\overline{P2}$  oder deren Alveolen waren nur an 7 Schädeln beiderseits und an 2 Schädeln einseitig, an 6 Schädeln aber gar nicht vorhanden. Während die  $\overline{P3}$  oder deren Alveolen bei allen Schädeln ausgebildet waren, fehlten die  $\overline{P3}$  oder deren Alveolen an 4 Schädeln beiderseits und an 2 Schädeln einerseits.

### 3. Brillenbär (*Ursus ornatus* Cuvier, 1825)

Eigene Beobachtungen zum Zahngeschehen beim Brillenbären konnten nicht angestellt werden. Aus der Literatur liegen aber einige Angaben von Saporiti (1949) vor, die der Vollständigkeit halber hier zitiert seien. Die Daten wurden von 2 Jungtieren gewonnen, die am 9. Juli im Zoo von Buenos Aires geboren wurden.

Während am 41. Lebenstag noch keine Zähne durchgebrochen waren, hatten bis zum 58. Lebenstag die  $i2$ ,  $i3$ ,  $c$  und  $p4$  in beiden Kiefern das Zahnfleisch durchstoßen (Anfang 9. Woche), bis zur 10. Woche waren auch die  $\underline{p3}$ , in der 13. bis 14. Woche auch die  $\overline{p3}$

erschienen, und somit war das Milchgebiß bis auf die reduzierten Zähne  $i1$  und  $p2$  vollzählig. Diese Daten entsprechen völlig denen vom Braun- und Eisbär.

Gegen Ende des 4. Monats waren auch die  $i1$  und  $p2$  beider Kiefer vorhanden.

Gegen Ende des 5. Monats waren außer den  $m1$  und  $I1$  beider Kiefer schon die  $\overline{I2}$  ausgebildet. Die  $\overline{I1}$  brachen fast einen Monat, die  $\overline{I2}$  mindestens  $1\frac{1}{2}$  Monate eher als bei den Braunbären durch.

Gegen Ende des 6. Monats waren auch die  $\underline{I2}$  vorhanden (Braunbär 7. bis 8. Monat).

Gegen Ende des 8. Lebensmonats waren auch die  $I3$  beider Kiefer erschienen, dazu 3 Prämolaren und 2 Molaren in jedem Kiefer (vermutlich die  $p2$  ausgefallen und noch keine  $P2$  durchgebrochen). Mit Vollendung des 1. Lebensjahres waren die restlichen Zähne  $C$ ,  $P2$  (Oberkiefer nicht ganz sicher)<sup>1</sup>,  $\overline{m3}$  erschienen.

Aus den von Saporiti angegebenen Durchbruchzeiten wird ersichtlich, daß die Milchzahnentwicklung und der Zahnwechsel auch der Brillenbären sich stark an die Zahnung der Baribals, Braun- und Eisbären anschließen. Dabei weist vor allem die Ausbildung des Dauergebisses ebenso wie beim Baribal auch beim Brillenbären gegenüber Braun- und Eisbär eine leichte Verfrühung auf.

#### 4. Kragenbär (*Selenarctos thibetanus* Cuvier, 1832)

##### a) Milchgebißentwicklung

Über die Milchgebißentwicklung beim Kragenbär sind mir aus der Literatur keine Beobachtungen bekannt geworden. Es konnten auch keine eigenen Beobachtungen dazu angestellt werden, obwohl in den letzten beiden Jahren stets Kragenbären geboren wurden. Die Mütter saßen in den ersten 3 Monaten so fest auf ihrem Nest, daß sie weder durch List noch durch leichte Gewaltmittel zum Aufstehen zu bewegen waren. Bei den 4 Monate alten Bären waren alle Milchzähne entwickelt, auch die  $i1$  und  $p2$  beider Kiefer, die beide übrigens nicht ganz so reduziert erschienen wie die vom Braun- und Eisbär (Messungen konnten nicht durchgeführt werden).

<sup>1</sup> 3 Schädel erwachsener Brillenbären aus dem Zoologischen Museum Berlin zeigten die  $P2$  in allen Kiefern.



## b) Ausbildung des Dauergebisses

Als Beitrag zur Ausbildung des Dauergebisses konnte ich in der Literatur nur die Beschreibung eines Schädels durch Starck (1935) ermitteln, der nach Schätzung des Autors von einem etwa 7 bis 8 Monate alten Tier stammt (Basallänge: 139 mm, Breite: 90 mm). Auch dieser Schädel zeigt unter Voraussetzung einer richtigen Altersschätzung wie der Baribal gegenüber dem Braunbären eine etwas frühere Zahnentwicklung im Backzahnbereich (P4, m2 beider Kiefer)<sup>1</sup>.

Da die Leipziger Kragenbären schon vom Alter von 4 Monaten ab nicht nur außerordentlich wendig, sondern auch sehr bissig und kratzlustig waren, konnten sie nicht regelmäßig kontrolliert werden, lediglich für die  $\overline{I2}$ , p1 und m1 wurden die Durchbrüche wie folgt notiert:

$\overline{I2}$  26. Woche (letzte Woche des 6. Monats).

p1 18. Woche ( $4\frac{1}{2}$  Monate).

p1 18./19. Woche ( $4\frac{1}{2}$  Monate).

m1 beider Kiefer 18. Woche ( $4\frac{1}{2}$  Monate).

Während sich die Daten für  $\overline{I2}$  in die vom Braunbären bekannten einfügen, liegen die von p1 und m1 um rund einen halben Monat vor den frühesten Braunbären Daten.

Außerdem lagen mir noch 2 Schädel vor. Der eine stammt von einem am 15. 10. im Berliner Tierpark tödlich verunglückten männlichen Bären, der etwa  $8\frac{1}{2}$  bis 9 Monate alt gewesen sein mochte (Geburtszeit der Kragenbären nach der Literatur und nach Leipziger Erfahrungen: 2. Hälfte Dezember/1. Hälfte Januar).

*Schädel:* Basallänge 167 mm, Breite 101 mm.

## Oberkiefer

I1, p1, P4, m1 in Stellung, I2, m2 =  $\frac{1}{2}$  in Stellung, I3 erreicht eben das Zahnfleisch, c gut erhalten, noch keine P2 und P3.

## Unterkiefer

I1, I2, p1, P4, m1, m2 in Stellung, I3, m3 =  $\frac{1}{2}$  in Stellung, P3 erreicht eben das Zahnfleisch, P2 noch nicht sichtbar, c gut erhalten.

<sup>1</sup> Interessanterweise beschreibt Starck bei diesem Schädel das gleichzeitige Vorkommen von p2 und P2 im Oberkiefer.

Der zweite Schädel stammt aus der Bayrischen Staatssammlung von einem etwa ebenso alten Tier.

*Schädel*: Basallänge 164 mm, Breite 109,5 mm, Profillänge 187 mm.

### Oberkiefer

I2 etwas weiter als oben, I3 noch nicht soweit (eben Alveolenrand überschritten). p2 noch erhalten, noch keine P2 und P3.

### Unterkiefer

I1, I2 und m3 ein wenig gegen obigen Schädel zurück, rechts noch p2 vorhanden, P3 aber schon in Stellung (links nur Alveolen).

Gegenüber gleichaltrigen Braunbären sind bei diesen Kragenbären die P4, vor allem aber die m2 und  $\overline{m3}$  schon wesentlich weiter entwickelt.

Sowohl ein Schädel von einem etwa 1 Jahr 11 Monate alten Kragenbären (Basallänge 226 mm, Breite 136 mm) aus dem Zoologischen Institut Halle als auch 14 Schädel aus dem Zoologischen Museum Berlin und dem Zoologischen Institut Halle von Tieren unbekannten, unterschiedlichen Alters zeigten, daß bei Kragenbären alle Prämolaren ausgebildet werden und auch bis ins hohe Alter erhalten bleiben.

#### Maße von P2:

Oberkiefer (6 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 4,0 bis 4,6 mm  
 palatinal-labial: 2,9 bis 3,8 mm  
 Zahnlänge: 9,9 bis 11,3 mm

Unterkiefer (6 Zähne gemessen),

Krone medial-distal: 4,1 bis 5,2 mm  
 lingual-labial: 2,0 bis 4,0 mm  
 Zahnlänge: 7,5 bis 11,5 mm

Nur am Schädel eines offenbar sehr alten Kragenbären fehlte links sowohl der  $\overline{P2}$  als auch dessen Alveole.

Leider konnten keine p2 gemessen werden, doch ergab schon ein augenscheinliches Abmessen am lebenden Tier, daß sie — vermutlich im gleichen Verhältnis wie bei den anderen Ursiden — beträchtlich kleiner sind als ihre Nachfolger der zweiten Dentition.

5. Malaienbär (*Helarctos malayanus* Raffles, 1821)

Über die Milchzahnentwicklung und den Zahnwechsel beim Malaienbären sind mir aus der Literatur keine Angaben bekannt geworden. Auch eigene Beobachtungen an lebenden Tieren konnten nicht angestellt werden, da in Leipzig noch keine Malaienbären geboren wurden (überhaupt haben Malaienbären in Gefangenschaft bisher außerordentlich selten gezüchtet). Lediglich 6 Schädel von Bären aus freier Wildbahn gelangten zur Untersuchung. Alle Schädel zeigten die letzte Phase des Zahnwechsels.

## Tabellarische Aufstellung der 6 bearbeiteten Malaienbärenschädel

## 1. Sammlung Wegner, Greifswald.

Basall.: 122,2 mm, Breite: 97,7 mm

Obk.: Vom Milchgebiß noch i3 und c vorhanden, I1, p1, P3 (nur links, rechts schließt sich bereits die Alveole), P4, m1 in Stellung, I2 fast in Stellung, m2 =  $\frac{1}{2}$  in Stellung, I3 erreicht eben den Alveolenrand, C noch tief in Alveole.

Uk.: Vom Milchgebiß noch die c vorhanden, I1, I2, p1, m1 und m2 in Stellung, I3 =  $\frac{1}{2}$  in Stellung, P3 und m3 brechen eben durch den Kiefer.

## 2. Bayrische Staatssammlung München, von Bruegel aus Borneo, Nr. 1907/471 (männlich).

Basall.: 137,8 mm, Breite: 99,1 mm

Obk.: I3 eben über Alveolenrand, Alveolen P2 und P3 schließen sich.

Uk.: I3 bricht eben durch das Zahnfleisch, P3 bricht ganz, m3 bricht  $\frac{1}{2}$  durch den Kiefer.

## 3. Bayrische Staatssammlung München, von Giesenhofer aus Siam (9. 3. 1911), Nr. 1918/31.

Basall.: 135,3 mm, Breite: 89,2 mm

Obk.: m2 fast in Stellung, I3 =  $\frac{1}{2}$  in Stellung, C erreicht den Alveolenrand (P2 und P3 vorhanden).

Uk.: I3 und m3 =  $\frac{1}{2}$  in Stellung, P3 in Stellung, Alveolen von p2 (?) schließen sich.

## 4. Bayrische Staatssammlung München, von der Ostküste Sumatras, Nr. 1908/482.

Basall.: 143,7 mm, Breite: 132 mm

Obk.: m2 fast ganz, I3 =  $\frac{1}{2}$  in Stellung.

Uk.: m3 bald in Stellung, C erreicht Alveolenrand (c noch vorhanden), Alveolen von p2 (?) und P3 (?) schließen sich.

## 5. Sammlung Wegner, Greifswald.

Basall.: 145,5 mm, Breite: 146 mm

Obk.: C erreicht den Alveolenrand, sonst wie 4.

Uk.: wie 4, p2 und P3 vorhanden.

6. Bayrische Staatssammlung München, aus Sumatra, 9. 1934, Nr. 1934/50.  
 Basall.: 172 mm, Breite: 142,5 mm  
 Obk.: I3 fast, m2 ganz in Stellung; C mehr als 1 cm über den Alveolenrand ragend; Alveolen von P2 und P3 schließen sich.  
 Uk.: I3 in Stellung; C noch etwas weiter als oben; Alveolen von p2 und P3 schließen sich.

Sollte auch beim Malaienbären die Zahnung im gleichen Alter wie bei den anderen bisher behandelten Ursidenarten verlaufen, würde der Schädel 1 von einem 7 bis  $7\frac{1}{2}$  Monate alten Tier, Schädel 2 von einem 8 Monate alten, Schädel 3 von einem  $8\frac{1}{2}$  Monate alten, Schädel 4 und 5 von einem 10 bis 11 Monate alten und Schädel 6 von einem 13 bis 14 Monate alten Bären stammen. Bemerkenswert mag noch sein, daß beim Malaienbären der Schädel am Ende der Zahnentwicklung auch nahezu seine vollständige Größe erreicht hat (Maße erwachsener Malaienbären: Basallänge 174 bis 192 mm, Breite 145 bis 150 mm), indessen die Schädel von Braun- und Eisbären auch nach Abschluß der Zahnentwicklung noch beträchtlich wachsen.

Zum Zahngeschehen des Lippenbären (*Melursus ursinus* Shaw, 1791) konnten weder Angaben in der Literatur gefunden noch eigene Beobachtungen angestellt werden.

#### 6. Anhang (Höhlenbär *Ursus spelaeus* Rosenm.)

Anhangsweise sei auf die Milchzahnentwicklung und den Zahnwechsel des im Pleistocän ausgestorbenen Höhlenbären (*Ursus spelaeus* Rosenm.) eingegangen, da — nicht zuletzt auf Grund der umfangreichen Funde in der Drachenhöhle bei Mixnitz (Steiermark) — ein größeres Material jugendlicher Schädel von dieser Art vorliegt als Beobachtungen von manchen rezenten Ursiden. Zum anderen dürfte auch für die Paläontologie die Möglichkeit einer Altersschätzung von Bedeutung sein. Mit den ausführlichen Darlegungen des Materials von Ehrenberg (1922, 1923, 1931, 1936) sowie mit den Veröffentlichungen von Schlosser (1909) seien die hier vom Braunbären gewonnenen Daten verglichen. Eigenes Material von *Ursus spelaeus* wurde nicht bearbeitet.

Dem Höhlenbären kommt die gleiche Formel für das Milchgebiß zu wie den anderen Ursiden. Nach Ansicht von Kormos (1916) sollte der Höhlenbär bereits im Milchgebiß den p1 ausgebildet und so gegenüber allen rezenten Ursiden ein primitiveres Gebiß haben. Mit der Annahme, daß die p1 zur zweiten Dentition gehören, haben



alle nachfolgenden Autoren diese Ansicht abgelehnt. Pohle (1923) lehnt die Annahme eines im Milchgebiß vorkommenden p1 mit der Begründung ab, daß der Besitz eines 4. Prämolaren in der ersten Dentition nicht – wie Kormos (1916) es tat – als primitives Merkmal gedeutet werden könne, zumal auch allen anderen Raubtieren nur drei p zukämen. Diese Diskussion wäre nun nach unserem Befund über die Natur des p1 unter Umständen gegenstandslos, wenn nicht Kormos als Alveole des von ihm angenommenen so frühzeitig erscheinenden 1. Prämolaren einen Spalt unmittelbar hinter den c beschrieben hätte, der allen Bären zukommt, jedoch die sich bildende Alveole des C darstellt. Somit ist sicher, daß auch beim Höhlenbären hinsichtlich des Durchbruchs der p1 die gleichen Verhältnisse vorlagen wie beim Braunbären.

Koby (1952) gibt eine ausführliche morphologische Beschreibung der Milchzähne des Höhlenbären mit Maßangaben. Danach sind die Milchzähne auch in den Maßen denen der rezenten Ursiden außerordentlich ähnlich gewesen, mit anderen Worten, das Milchgebiß des Höhlenbären schließt sich völlig dem der rezenten Ursiden an.

Die Durchbruchzeiten des Milchgebisses lassen sich beim Höhlenbären begreiflicherweise nur durch Vergleich ermitteln. Wichtig ist zunächst eine Feststellung Ehrenbergs (1931, 1936), daß die Höhlenbären zur Zeit der Geburt etwa ebenso groß und in bezug auf das Gebiß ebensoweit entwickelt waren wie Braunbärenneonaten. Auch die von Ehrenberg angegebenen Unterkieferlängen (37 bis 45 mm) entsprechen denen von Braunbären. Aus Ehrenbergs Darstellung geht ferner hervor, daß das Erscheinen der Milchzähne in der gleichen Reihenfolge wie heute beim Braunbären vor sich ging, vielleicht brachen die i1 noch als erste Schneidezähne durch das Zahnfleisch (vgl. auch Koby, 1952).

Das nächste von Ehrenberg (1931 b, S. 660 bis 661) beschriebene Stadium entspricht in Zahnentwicklung und Kieferlänge einem 2 bis 3 Monate alten Braunbären. Die Milchgebißentwicklung war beim Höhlenbären wie beim Braunbären zu dieser Zeit abgeschlossen. Danach beschreibt Ehrenberg einen Höhlenbären mit beginnendem Zahnwechsel, der nach Zahnentwicklung und Kieferlänge einem 5 Monate alten Braunbären entspricht.

Bei dem nächsten von Ehrenberg (1931 b, S. 664) beschriebenen Stadium treten beim Vergleich mit Braunbären Differenzen hinsichtlich des Verhältnisses von Zahnentwicklung und Kiefer-

längen auf, indem bei den beschriebenen Schädeln die Zahnentwicklung einem etwa 7 Monate, die Kieferlänge aber einem etwa 9 bis 10 Monate alten Braunbären entspricht. Im Hinblick darauf, daß die Höhlenbären größer wurden als Braunbären, kann man annehmen, daß von einem halben Jahr ab nicht eine gegenüber dem Braunbären verzögerte Zahnentwicklung, sondern ein größeres Schädelwachstum stattgefunden hat.

Das nächste von Ehrenberg beschriebene Stadium entspricht nach der Zahnentwicklung einem  $8\frac{1}{2}$  bis 9 Monate alten Braunbären (Unterkieferlänge fast einem ausgewachsenen *Ursus a. arctos*), das letzte einem etwa einjährigen (Unterkieferlänge geht schon über die erwachsener *Ursus a. arctos* hinaus). Damit könnte auch beim Höhlenbären die Entwicklung des Dauergebisses bald nach der Vollendung des 1. Lebensjahres abgeschlossen gewesen sein.

Zum Zahnwechsel des Höhlenbären wäre noch hinzuzufügen, daß nach der Literatur die  $p_2$  und die  $\overline{p_3}$  im allgemeinen nicht ersetzt worden sind. Außerdem fehlten meist die  $p_1$  im vollentwickelten Dauergebiß. Die  $\overline{p_3}$  scheinen auch nicht immer ersetzt worden zu sein, werden aber hin und wieder, vorzugsweise bei weiblichen Tieren (Schlosser, 1909, und Gaudry, 1892) beschrieben. Ehrenberg (1931) weist darauf hin, daß den  $P_3$ , so es sich tatsächlich um Zähne der zweiten Dentition handle, nur eine kurze Funktionsdauer zukommt. Diese Verhältnisse kommen den von Braun-, Eis- und Malaienbären beschriebenen nahe.

Auf die vom Braunbären unterschiedliche Größe und Ausbildung der Zähne des Dauergebisses, insbesondere die Backzähne, soll hier nicht eingegangen werden, es wird auf das umfangreiche Schrifttum dazu, besonders auf die Monographie von Rode (1935) und die Arbeit von Maier (1931), verwiesen.

## 7. Rückblick

1. Nach Beobachtungen an lebenden, in Gefangenschaft geborenen und aufgewachsenen Tieren (10 Eisbären und 6 Baribals), die durch Schädeluntersuchungen ergänzt werden konnten (16 Eisbären-, 2 Kragenbären- und 6 Malaienbärenschädel), sowie unter Berücksichtigung der in der Literatur angegebenen Daten, wurde festgestellt, daß allen Ursiden (der Lippenbär *Melursus ursinus* konnte nicht studiert werden) einschließlich des ausgestorbenen

*Ursus spelaeus* die gleiche Zahnformel für das Milchgebiß zukommt:

$$\frac{i1 \ i2 \ i3 \ c \ p2 \ p3 \ p4}{i1 \ i2 \ i3 \ c \ p2 \ p3 \ p4}$$

Dabei vermögen vor allem beim Eisbären die ersten Schneidezähne nicht immer das Zahnfleisch zu durchstoßen.

2. Nach unseren Befunden und den Angaben der Literatur vollzieht sich beim Eisbären (*Ursus maritimus*) die Entwicklung der Milchzähne in der gleichen Weise und annähernd zur gleichen Zeit wie beim Braunbären (*Ursus arctos*); beim Baribal (*Ursus americanus*) und beim Brillenbären (*Ursus ornatus*) kann sie um ein geringes früher liegen (für Kragenbär und Malaienbär lagen keine Beobachtungen vor). Auch der Höhlenbär (*Ursus spelaeus* Rosenm.) schließt sich hinsichtlich der Milchgebißentwicklung und sehr wahrscheinlich auch des Zahnwechsels völlig den rezenten Ursiden an.
3. Der Zahnwechsel und Durchbruch der ersten Zähne des bleibenden Gebisses setzt bei allen untersuchten Ursidenarten im gleichen Alter ein. Während die Ausbildung des Dauergebisses sich bei Braun- und Eisbär annähernd in der gleichen Zeit vollzieht — nur die I3,  $\overline{m3}$  und C brechen beim Eisbären etwas später durch und entwickeln sich auch ein wenig langsamer —, ist diese beim Baribal, Brillenbären einerseits und Kragenbären (*Selenarctos thibetanus*) sowie Malaienbären (?) (*Helarctos malayanus*) andererseits vor allem im Bereich der Backzähne etwas eher abgeschlossen. Sämtliche Zähne des Dauergebisses sind bei den zuletzt genannten Arten noch vor der Vollendung des 1. Lebensjahres durch das Zahnfleisch gestoßen und bis zum Alter von  $1\frac{1}{2}$  Jahren völlig in Stellung gegangen. Beim Eis- und Braunbären brechen die letzten Zähne ( $\overline{m3}$  und C) gegen Ende des 1. Lebensjahres durch das Zahnfleisch. Die C kommen nicht vor Mitte des 2. Jahres in Stellung.
4. Wie Vergleiche der Zähne des Milchgebisses vom Braun- und Eisbären sowie einige vom Kragenbären und Malaienbären zeigten, ähneln sich die Milchzähne der einzelnen Ursidenarten wesentlich mehr als ihre bleibenden Zähne. Nach den Angaben der Literatur waren auch die Milchzähne des ausgestorbenen *Ursus spelaeus* denen der rezenten Ursiden außerordentlich ähnlich.

5. Die Ursidenarten unterscheiden sich im definitiven Gebiß, abgesehen von der Größe und Differenzierung der Zähne, vor allem im Prämolarenbereich (mit Ausnahme des *Melursus ursinus*, dem im bleibenden Gebiß dazu auch die I1 fehlen). Während der ursprünglichere Zustand wohl die Ausbildung von 4 Prämolaren im definitiven Gebiß in jedem Kiefer ist — heute vorhanden noch bei Lippen-, Kragen- und Brillenbären bis ins hohe Alter —, fehlen beim Baribal meist die  $\overline{P2}$ ,  $\overline{P3}$  und  $\underline{P2}$ , mitunter auch die  $\underline{P1}$ , und beim Malaienbär die  $\underline{P2}$  und  $\underline{P3}$  beider Kiefer im Gebiß älterer Tiere, weil sie nach einer mehr oder weniger kurzen Funktionsdauer bald wieder ausfallen.

Beim Eisbären brechen die  $\overline{P2}$  und  $\overline{P3}$  in der Regel nicht mehr durch das Zahnfleisch (und durch den Kiefer?), die  $\underline{P2}$  fallen meist, die  $\underline{P3}$  häufig nach kurzer Funktionsdauer wieder aus.

Beim Braunbären fallen wie beim Eisbären im Oberkiefer meist die  $\underline{P2}$  und  $\underline{P3}$  bald wieder aus. Im Unterkiefer werden wohl die  $\underline{P2}$  und  $\underline{P3}$  noch entwickelt, treten aber in vielen Fällen nicht mehr durch das Zahnfleisch.

6. Auf Grund genauer Kenntnis der Zahnentwicklung bei in Gefangenschaft geborenen Tieren und nach Untersuchungen von Schädeln mit bekannten Daten aus der Freiheit und aus zoologischen Gärten konnte entgegen der bisher verbreiteten Meinung nachgewiesen werden, daß die Werfzeit der Eisbären in freier Natur genau zur gleichen Zeit liegen muß wie in zoologischen Gärten: im November/Dezember.

### Beziehung der Zahnentwicklung zur Gewichts- und Größenzunahme junger Braunbären

Zur Frage einer Korrelation von Geburtsgewicht und Milchzahnentwicklung fand Bluhm (1928) bei weißen Mäusen (*Mus musc. alb.*), daß der Durchbruch der Nagezähne um so früher beendet ist, je höher das Geburtsgewicht der Mäuse lag. Aber weder Spiegel (1934) konnte für *Javamakaken* (*Macaca irus mordax*) noch Schneider (1959) für Löwen (*Panthera leo*) eine Korrelation zwischen dem Geburtsgewicht und dem Ablauf des Körperwachstums zur Zahnentwicklung bestätigen.

Auch vom Menschen liegen Untersuchungen über die Beziehung zwischen Zahnung und beispielsweise Laufenlernen vor (vgl. Kork-



haus, 1929), jedoch scheint mir eine Beurteilung der Ergebnisse hier weit schwieriger, da der lange Zeitraum, der zur Vollendung des Milchgebisses nötig ist, einer Reihe äußerer Faktoren eine Einflußnahme auf die Zahnung ermöglicht, z. B. Krankheit, die nachgewiesenermaßen von erheblicher Bedeutung sein kann.

Im folgenden wird auf die Verhältnisse beim Braunbären eingegangen. Allerdings stand das Geburtsgewicht als Bezug nicht zur Verfügung, da es unmöglich ist, an eben geborene Bären heranzukommen. Daher kann die Zahnung nur mit der körperlichen Entwicklung, die sich in Gewicht und Größe ausdrückt, verglichen und darauf bezogen werden. Andererseits ist freilich auch zu berücksichtigen, daß bei gesunden Tieren nach vielfältiger Züchtererfahrung die Gewichtszunahme in einem bestimmten Verhältnis zum Geburtsgewicht steht.

- a) Es gibt zunächst Würfe, bei denen eine verzögerte Zahnentwicklung mit einer stets unterdurchschnittlichen Gewichtszunahme parallel geht.

1. Beispiel:

2,0 v. d. „Lotte“ (1943) wiegen am 64. Tag 3950 g und 3845 g. Sie haben ein Untergewicht von mindestens 1500 bis 2000 g. Während in diesem Alter schon bei einer ganzen Anzahl Bären die Milchzahnentwicklung abgeschlossen ist, haben diese nur die c und i2 bzw. die c und p4 ausgebildet. Alle anderen Zähne fehlen noch.

2. Beispiel:

1,0 v. d. „Cilly“ (1931) wiegt am 57. Tag 3395 g und hat somit ein Untergewicht von etwa 1100 g. Es sind nur die c und die i2 ausgebildet. Es fehlen, dem Alter entsprechend, die p4, c, i2 und i3.

Diese Beispiele ließen sich noch vermehren.

- b) Es gibt eine ganze Anzahl Würfe, bei denen mit einer unterdurchschnittlichen Gewichtszunahme eine durchaus normale, mitunter sogar eine gegenüber dem Durchschnitt fortgeschrittenere Zahnentwicklung einhergeht.

1. Beispiel:

2,0 v. d. „Druschka“ (1944) wiegen am 57. Tage je 3090 g, haben also ein Untergewicht von mindestens 1500 g. Beide haben die für das Alter zu fordernden Zähne (c, i2, i3, p4 bzw. c, i2, p4; p4 und i3 unmittelbar vor dem Durchbruch). Vergleiche mit dem gleichaltrigen unter a), Beispiel 2, aufgeführten 1,0 v. d. „Cilly“ (1931).

## 2. Beispiel:

1,1 v. d. „Lotte“ (1951) wiegen am 49. Tag  $1,0 = 1265$  g (Untergewicht mindestens 2500 g) und  $0,1 = 1650$  g (Untergewicht mindestens 2000 g). Beide haben nicht nur die für das Alter zu fordernden Zähne:  $\underline{c}$  und  $\underline{i2}$ , sondern das  $1,0$  besitzt noch die  $\underline{i2}$ ,  $\underline{i3}$ , das  $0,1$  die  $\underline{p4}$ . Die  $\overline{c}$  standen bei beiden unmittelbar vor dem Durchbruch. Der männliche Bär stirbt am 50. Tag wohl infolge zu hohen Untergewichtes, der weibliche wird künstlich ernährt und durchläuft weiterhin eine normale Zahnentwicklung, obwohl er lange Zeit weit unter der durchschnittlichen Gewichtszunahme bleibt.

- c) In einem Wurf, in dem alle Geschwistertiere ein annähernd gleich großes Untergewicht haben, können sich erhebliche Unterschiede in der Zahnentwicklung ergeben.

## Beispiel:

1,2 v. d. „Blanca“ (1951) wiegen am 53. Tag  $1,0 = 2300$  g,  $0,2$  je  $2210$  g. Die Jungen haben ein Untergewicht von mindestens 1800 bis 2000 g. Während ein Weibchen alle für dieses Alter zu fordernden Zähne hat ( $\underline{c}$ ,  $\underline{i2}$ ,  $\underline{p4}$  und  $\underline{i3}$ ), das andere gleichfalls diese Zähne (mit Ausnahme von  $\underline{i2}$  und rechts  $\underline{p4}$ ) besitzt, fehlen dem Männchen noch alle Zähne (!).

- d) Es gibt Würfe, bei denen mit einer durchschnittlichen bis überdurchschnittlichen Gewichtszunahme eine leicht verzögerte Zahnentwicklung einhergeht.

## 1. Beispiel:

1,1 v. d. „Blanca“ (1954) wiegen am 60. Tag  $1,0 = 4440$  g,  $0,1 = 4865$  g (durchschnittliches Gewicht). Beide haben nur die  $\underline{c}$  und  $\underline{i2}$ , es fehlen die  $\underline{p4}$ ,  $\overline{c}$ ,  $\underline{i2}$  und  $\underline{i3}$ .

## 2. Beispiel:

0,2 v. d. „28er“ (1943) wiegen am 51. Tag  $4595$  bzw.  $4100$  g. Sie haben ein Übergewicht von 500 bis 1000 g. Sie besitzen die  $\underline{c}$  und  $\underline{i2}$ , ein  $0,1$  dazu noch die  $\overline{c}$ . Es fehlen die  $\underline{p4}$  und bei einem die  $\overline{c}$ .

- e) In den folgenden Tabellen sind von einer Reihe täglich beobachteter Bären die Durchbruchdaten des ersten und letzten Milchzahnes und des ersten bleibenden Zahnes, in Verbindung mit dem Gewicht der betreffenden Bären am 50., 90. und 150. Tage, dargestellt. Auch daraus wird ersichtlich, daß eine Beziehung zwischen Zahnung und Gewichtsentwicklung beim Braunbären nicht besteht. Auch zur Größenzunahme, die hier nicht durch Tabellen belegt wird, findet sich keine solche Beziehung.

Tabelle 1

Tier	Gewicht am 50. Lebens- tag g	Durchbruch des 1. Milch- zahnes Tag	Gewicht am Durch- bruchstag g
1,0 v. d. „Magna“ 1957	2 050	49	1 985*
0,1 v. d. „Blanca“ 1958	2 500	50	2 500
0,1 v. d. „Parva“ 1957	2 600	45	2 180*
0,1 v. d. „37er“ 1957	2 850	35	1 670*
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Dick“)	2 860	52	3 000
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Wuff“)	3 000	49	2 960
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Char- lie“)	3 390	48	3 275
1,0 v. d. „Magna“ 1958 („Lott- rich“)	etwa 3 900	51	4 050
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Nacken- fleck“)	4 070	etwa 44	etwa 3 500
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Gilja“)	4 310	etwa 44	etwa 4 000
1,0 v. d. „Kunde“ 1958	4 325	42	3 530
1,0 v. d. „Magna“ 1958 („Bill“)	etwa 4 640	etwa 49	etwa 4 400

\* = Gewicht bei künstlicher Aufzucht

etwa = nicht beobachtet, sondern errechnet

Tabelle 2

Tier	Gewicht am 90. Le- benstag g	Durch- bruch des letzten Milch- zahnes Tag	Gewicht am Durch- bruchs- tag g
0,1 v. d. „Blanca“ 1958	6 080	80	5 030
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Wuff“)	6 460	69	3 930
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Dick“)	6 660	76	5 140
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Charlie“)	6 740	71	4 540
1,0 v. d. „Magna“ 1957	7 510	82	5 900
0,1 v. d. „Parva“ 1957	7 540	64	3 850
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Nackenfleck“)	8 300	75	6 650
0,1 v. d. „37er“ 1957	8 600	73	5 880
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Gilja“)	8 660	62	5 440
0,1 v. d. „Octa“ 1957	8 800	64	6 170
0,1 v. d. „Octa“ 1958 („Janne“)	8 850	61	5 400
0,1 v. d. „Blanca“ 1957	9 320	64	6 070
1,0 v. d. „Kunde“ 1958	10 750	72	7 100
1,0 v. d. „Magna“ 1958 („Lotttrich“)	10 920	75	7 600
1,0 v. d. „Magna“ 1958 („Bill“)	12 180	87	11 250

Tabelle 3

Tier	Gewicht am 150. Le- benstag g	Durch- bruch des 1. bleiben- den Zahnes (ml) Tag	Gewicht am Durch- bruchs- tag g
1,0 v. d. „Parva“ 1957	18 500	137	—
0,1 v. d. „Blanca“ 1958	20 000	142	18 000
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Wuff“)	21 500	134	15 800
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Charlie“)	23 000	139	21 800
1,0 v. d. „Blanca“ 1958 („Dick“)	23 900	143	23 300
1,0 v. d. „Magna“ 1958 („Lottrich“)	25 800	132	18 600
1,0 v. d. „Magna“ 1958 („Bill“)	29 200	143	25 200

Eine entsprechende Tabelle über die Gewichte beim Durchbruch des letzten Zahnes des Dauergebisses konnte nicht aufgestellt werden, da Bären in diesem Alter sich nur noch mit größten Schwierigkeiten, schon gar nicht aber täglich, wiegen lassen. Doch zeigt schon das Augenmaß, daß weniger noch als beim Durchbruch des Milchgebisses Beziehungen bestehen können. Unterschiede von mehr als 25 kg Gewicht und 25 cm Länge treten bei sich ganz normal entwickelnden Bären im Alter von 10 bis 12 Monaten auf, ohne daß die Zahnung davon merkbar beeinflußt worden wäre.

- f) Auch innerhalb eines Wurfes besteht zwischen Gewicht, Größe und Zahnentwicklung kein festes Verhältnis. Unter 34 verglichenen Zwilling- und Drillingswürfen waren Beispiele dafür, daß Untergewicht oder Übergewicht mit fortgeschrittener bzw. nachhinkender Zahnung verbunden war.

#### 1. Beispiel:

2,1 v. d. „Hyänenbärin“ (1953) wogen am 48. Tag:

0,1 = 3055 g, Größe 52 cm (keine Zähne)

1,0 = 2775 g, Größe 52 cm (280 g leichter als obiges 0,1. Zähne: c)

1,0 = 1515 g, Größe 42 cm (1540 g leichter und 10 cm kürzer als obiges Weibchen, 1260 g leichter und 10 cm kürzer als obiges Männchen. Zähne: c, p4)

#### 2. Beispiel:

2,0 v. d. „Druschka“ (1932) wogen am 60. Tag 4420 g und 4090 g. Beide waren etwa 60 cm groß. Das schwerere Männchen hatte c, i2, das leichtere (330 g) c, i2, i3.



## Rückblick

Wie die Tabellen und angeführten Beispiele, die nur einige Stichproben des mir vorliegenden umfangreichen Materials sind, zeigen, besteht beim Braunbären keine Korrelation zwischen Gewichtszuwachs und Größenzunahme zu der Zahnentwicklung derart, daß langsames Wachstum (geringere Gewichts- und Größenzunahme) gegenüber rascherem Wachstum mit einer verzögerten Ausbildung des Milchgebisses verbunden ist. Das heißt, eine unzureichende Nahrungsaufnahme der Jungen bzw. unzureichende Ernährung durch die Mutter — das ist, soweit ich das übersehe, bei dem Leipziger Material die einzige Ursache für die aufgetretenen beträchtlichen Gewichtsunterschiede — drückt sich in vielen Fällen nicht in einer verzögerten Zahnentwicklung aus (Beispiel b1, b2, f1, Seite 120/121 bzw. 123). Man hat im Gegenteil häufig den Eindruck, daß gerade bei Kümmerern und sich langsam entwickelnden Bären das Milchgebiß vorzeitig zum Durchbruch und zur Vollendung kommen kann. Es sei allerdings noch einmal ausdrücklich hervorgehoben, daß das nicht für die Fälle gilt, wo Krankheiten eine Verzögerung der Zahnentwicklung gleichsinnig mit einem Zurückbleiben der gesamten Entwicklung bewirken.

### Geschlechtsunterschiede in der Größe der Milchzähne und im zeitlichen Ablauf der Zahnung

#### 1. Geschlechtsunterschiede in der Größe der Milchzähne

Während Blainville (1841) einen Geschlechtsunterschied im bleibenden Gebiß des Braunbären in der Ausbildung der Canini, Knottnerus-Meyer (1908) und Erdbrink (1953) einen solchen beim Eisbären und Bachofen-Echt (1931) sowie Ehrenberg (1931) einen entsprechenden Unterschied beim Höhlenbären gefunden hatten, freilich ohne ein genaues Zahlenmaterial bekanntzugeben, hat Koby (1949) für Braun- und Höhlenbären einen Geschlechtsunterschied in der Ausbildung der Canini des bleibenden Gebisses durch Veröffentlichung genauer Maße belegt.

Für geschlechtliche Unterschiede in der Ausbildung der Milchzähne beim Braunbären fehlen bisher genaue Angaben, wohl vor allem aus Mangel an Material. Mir ist nur die mehr am Rande geäußerte Angabe von Pohle (1923) bekannt geworden, wonach die Größe der einzelnen Zähne die Geschlechter (beim Eisbären) unterscheidet.

Auch das mir zur Verfügung stehende Material ist zahlenmäßig weit davon entfernt, statistisch gesicherte Angaben zuzulassen. Daher können aus der nachfolgenden Tabelle nur Mutmaßungen dahingehend gezogen werden, daß auch beim Braunbären im allgemeinen die Milchzähne im männlichen Geschlecht, vor allem die  $c$  und  $p4$  in beiden Kiefern, besonders im medial-distalen Durchmesser größer sein können als im weiblichen. Wie die Tabelle zeigt, geht jedenfalls fast bei allen Zähnen — Ausnahme  $i2$  — die Variationsbreite der Zahnmaße im männlichen Geschlecht über die des weiblichen hinaus. Vielleicht ist die Tabelle dazu geeignet, die Bekanntgabe weiterer Zahnmaße von anderer Seite anzuregen, um die Frage eines Geschlechtsunterschiedes an Hand eines größeren Materials sicherer beantworten zu können. Unter Umständen kann man aber damit rechnen, daß die Unterschiede zwischen den Milchzähnen der beiden Geschlechter — auch relativ gesehen — nicht so bedeutend sind wie die entsprechenden im bleibenden Gebiß (vgl. auch Ashton, 1956, über das Fehlen von Geschlechtsunterschieden im Milchgebiß des Schimpansen).

Von den mir zur Verfügung stehenden Schädeln mit bekannter Geschlechtsangabe wurden folgende Zahnmaße gewonnen (in Klammern die Zahl der gemessenen Zahnpaare).

	medial-distal				palatal(lingual)-labial	
$\overline{i2}$	1,0 (4)	3,2 bis	3,7 mm		3,0 bis	3,2 mm
	0,1 (3)	3,3 bis	3,8 mm		2,3 bis	3,2 mm
$\overline{i2}$	1,0 (5)	2,3 bis	3,0 mm		1,6 bis	2,3 mm
	0,1 (1)	2,4 und	2,5 mm		1,7 und	1,8 mm
$\overline{i3}$	1,0 (5)	4,3 bis	5,3 mm		3,7 bis	5,0 mm
	0,1 (2)	5,0 bis	5,5 mm		4,0 bis	4,6 mm
$\overline{i3}$	1,0 (6)	3,6 bis	4,7 mm		2,9 bis	3,7 mm
	0,1 (2)	3,3 bis	4,3 mm		2,4 bis	2,9 mm
$\overline{c}$	1,0 (5)	6,0 bis	7,5 mm		4,8 bis	5,8 mm
	0,1 (3)	5,7 bis	6,2 mm		4,3 bis	5,0 mm
$\overline{c}$	1,0 (5)	6,4 bis	7,7 mm		4,2 bis	5,3 mm
	0,1 (2)	6,5 bis	7,1 mm		4,0 bis	4,4 mm
$\overline{p3}$	1,0 (5)	5,4 bis	6,2 mm		3,0 bis	3,7 mm
	0,1 (3)	4,9 bis	5,7 mm		3,2 bis	3,6 mm
$\overline{p4}$	1,0 (6)	9,5 bis	11,0 mm		6,8 bis	8,0 mm
	0,1 (3)	9,2 bis	10,0 mm		6,4 bis	7,5 mm
$\overline{p4}$	1,0 (6)	11,0 bis	11,8 mm		4,4 bis	5,2 mm
	0,1 (3)	9,5 bis	10,4 mm		4,7 bis	5,2 mm

Die  $i1$ ,  $p2$  und  $\overline{p3}$  konnten mangels Materials hier keine Berücksichtigung finden.

## 2. Geschlechtsunterschiede im zeitlichen Ablauf der Zahnung

Um einen Geschlechtsunterschied im zeitlichen Ablauf der Zahnung statistisch gesichert ermitteln zu können, bedarf es eines weit größeren Materials, als es hier zur Verfügung steht (Röse, 1909, untersuchte, als er einen Unterschied im Zahnwechsel zwischen den Geschlechtern beim Menschen ermittelte, rund 41000, Quade, 1956, rund 10000 Kinder). Aus unserem bescheidenen Material können daher in dieser Frage ebenfalls nur vorsichtige Mutmaßungen gezogen werden.

1. Wie aus den Durchbruchstabellen der einzelnen Milchzähne hervorgeht, ist die Schwankungsbreite in beiden Geschlechtern zum Teil gleich, nur bei den  $\overline{i3}$ ,  $\overline{i2}$  und  $\underline{p3}$  liegt die obere Grenze im weiblichen Geschlecht um einige Tage niedriger als im männlichen (die reduzierten Zähne  $i1$ ,  $p2$  und  $\overline{p3}$  wurden hier nicht mit berücksichtigt). Obwohl die Schwankungsbreite bei den  $\underline{c}$  in beiden Geschlechtern etwa gleich ist, liegen die Durchbrüche im weiblichen Geschlecht im Durchschnitt früher als im männlichen: Bis zum 48. Tag brachen im weiblichen Geschlecht bei 5 Tieren, nach dem 48. nur bei einem Tier die  $\underline{c}$  durch das Zahnfleisch, im männlichen Geschlecht bis zum 48. Tag bei keinem, nach dem 48. Tag bei 6 Tieren. Ähnlich ist es bei den  $\overline{i3}$ : Bis zum 63. Tag im weiblichen Geschlecht bei 6, nach dem 63. Tag bei einem Tier, im männlichen Geschlecht bis zum 63. Tag bei einem Tier (nur einseitig), nach dem 63. Tag bei 6 Tieren.
2. Von 24 Zwillingswürfen mit verschiedengeschlechtlichen Jungen, geprüft in unterschiedlichem Alter (45. bis 78. Tag), war bei 12 Würfen das weibliche Jungtier seinem männlichen Geschwistertier in der Zahnung voraus, in 6 Fällen war es umgekehrt, bei 4 Würfen hatten beide Jungtiere die gleichen Zähne, und bei 2 Würfen war das männliche Wurfgeschwister mit bestimmten Zähnen dem weiblichen und dieses mit anderen Zähnen dem männlichen voraus.
3. Sowohl der absolut früheste Zahndurchbruch als auch der früheste Abschluß der Milchzahnung ereignete sich bei weiblichen Tieren.

Obwohl diese Daten Hinweise dafür sein können, daß die Milchgebißentwicklung im weiblichen Geschlecht gegenüber dem

männlichen im Durchschnitt etwas früher begonnen und abgeschlossen werden könnte, sei nochmals betont, daß des geringen Materials wegen eine statistische Sicherung nicht möglich ist.

Erwähnenswert ist vielleicht noch, daß Spiegel (1934, 1950) in bezug auf die Milchgebißentwicklung bei Javamakaken keinen Geschlechtsunterschied feststellen konnte, wohl aber einen solchen bei der Ausbildung des bleibenden Gebisses.

Zur Frage eines Geschlechtsunterschiedes im zeitlichen Ablauf des Zahnwechsels vom Braunbären liegt mir noch weniger Material vor. Wie die Durchbruchstabellen bei den einzelnen Zähnen erkennen lassen, traten Unterschiede vor allem — und zwar in steigendem Maße — bei den  $m_2$ ,  $\overline{m_3}$  und C auf, also bei den Zähnen, die als letzte des bleibenden Gebisses erschienen, und zwar bei den  $m_2$  und C um rund einen Monat, bei den  $\overline{C}$ , den letzten Zähnen, um rund  $2\frac{1}{2}$  Monate.<sup>1</sup>

Bei anderen Zähnen, z. B. den I2, lagen trotz ähnlicher Schwankungsbreite der Durchbrüche in beiden Geschlechtern im Durchschnitt die bei den weiblichen Tieren früher als bei den männlichen: I2 bis zum 200. Tag im weiblichen Geschlecht: 5 Tiere, nach dem 200. Tag: 1 Tier, bis zum 200. Tag im männlichen Geschlecht: 1 Tier, nach dem 200. Tag: 3 Tiere.  $\overline{I2}$  bis zum 180. Tag im weiblichen Geschlecht: 5 Tiere, danach 1 Tier, im männlichen Geschlecht bis zum 180. Tag: kein Tier, danach 4 Tiere.

### 3. Rückblick

Einige Hinweise sprechen dafür, daß beim Braunbären die Entwicklung des Milchgebisses und vor allem aber der Zahnwechsel im weiblichen Geschlecht etwas früher vollendet sein kann. Es muß aber weiteren Beobachtungen vorbehalten bleiben, mit einem beträchtlich größeren Material diese Befunde zu sichern, ebenso wie die Ergebnisse der Messungen einiger Milchzähne, wonach die der männlichen Tiere gegenüber denen der weiblichen sich als ein wenig größer ergeben.

<sup>1</sup> Nach Röse (1909) wirkt sich auch beim Menschen der Geschlechtsunterschied in den Durchbruchzeiten bei den zuletzt erscheinenden, bleibenden Zähnen also den C, am meisten aus, infolge rascherer Entwicklung des weiblichen Geschlechts vom 7. bis 9. Lebensjahr an.



### Zahndurchbruch bei verschiedenen Würfeln gleicher Eltern

Wie Keil (1942) nach Untersuchungen am Menschen dargelegt, sind nicht nur die Merkmale des einzelnen Zahnes, wie Größe, Form, Lage im Kiefer usw., und die Größe des Kiefers, sondern auch der Ablauf des Zahndurchbruchs weitgehend erblich bedingt, obwohl natürlich mannigfache exogene Faktoren verändernd eingreifen können (z. B. akute und chronische Erkrankungen nach Korkhaus, 1929). Im folgenden soll daher an Hand einiger Beispiele untersucht werden, ob die Jungen verschiedener Würfe von gleichen Eltern stets zu einer beschleunigten bzw. verzögerten Zahnentwicklung neigen oder nicht.

1. 1,2 v. d. „Max“ × „Hyänenbärin“, geboren am 26. 1. 1944

am 44. Lebenstag 1,0 = 3250 g c—i2—i2—c

0,1 = 3225 g —————c

0,1 = 3385 g keine Zähne, aber die c kurz vor dem Durchbruch

- 0,2 v. d. „Max“ × „Hyänenbärin“, geboren am 15. 1. 1942

am 50. Lebenstag 0,1 = 2875 g c———c

c———c

0,1 = 2595 g c———c

(Sehr späte Entwicklung, denn es fehlen für das Alter die i2, p4 und c.)

2. Eine Aufstellung einiger Nachkommen aus „Unus“ × „Hyänenbärin“ zeigt Junge mit fortgeschrittener und verzögerter Zahnentwicklung.

Geboren	Lebenstag	Geschlecht	Gewicht g	Zähne	Zahl
18. 1. 1952	46	1,0	3960	p4—c———c—p4	7
				p4——i2—i2———	
		0,1	3845	—————	2
				——i2—i2——	

Geboren	Lebenstag	Geschlecht	Gewicht g	Zähne	Zahl
11. 1. 1953	48	1,0	1515	— — — — — p4 — — — — — p4	2
		1,0	2775	— c — — — c — — — — — —	2
		0,1	3055	keine Zähne	0
21. 1. 1950	48	1,0	4800	— — i2 — i2 — — — — — — — i2 — —	3
26. 1. 1951	49	0,1	4640	p4 — c — i2 i1 i1 i2 — c — p4 p4 — c — — — — — c — p4	12

3. Eine Aufstellung einiger Nachkommen aus „Jack“ × „Lotte“ zeigt wie Beispiel 2 wiederum Nachkommen mit fortgeschrittener und solche mit verzögerter Zahnung.

Geboren	Lebenstag	Geschlecht	Gewicht g	Zähne	Zahl
11. 1. 1940	47	0,1	2505	keine Zähne	0
11. 1. 1941	48	0,1	4015	keine Zähne	0
13. 2. 1948	48	0,1	3550	c — — — — — c — — — — —	2
		0,1	3270	— — — — — c — — — — —	1
13. 1. 1951	49	1,0	1265	— c i3 i2 — — i2 i3 c — — — — i2 — — i2 — — —	8
		0,1	1650	p4 — c — i2 — i2 — c — p4 — — — — —	6
23. 1. 1950	53	1,0	4470	— — c — i2 — — i2 — c — — — — c — — — — — c — —	6

Geboren	Lebentag	Geschlecht	Gewicht g	Zähne	Zahl
8. 2. 1947	62	1,0	4400	<u>p4 p3—c i3 i2—i2 i3 c—p3 p4</u> 16 p4 — — c—i2 — — i2—c— — p4	
		0,1	4640	<u>p4 p3—c i3 i2—i2 i3 c—p3 p4</u> 18 p4 — — c i3 i2—i2 i3 c— — p4	
10. 2. 1943	64	1,0	3950	<u>— c — i2 — i2 — c —</u> — — — — — — — —	4
		1,0	3845	<u>p4 — c — i2 — i2 — c —</u> — — — — — — — —	5

Diese wenigen Beispiele, die noch beträchtlich vermehrt werden könnten, lassen klar erkennen, daß die erbliche Festlegung der Zahnentwicklung nicht in der Form erfolgt, daß bestimmte Eltern Anlagen für eine gegenüber dem Durchschnitt fortgeschrittenere bzw. verzögerte Zahnung weitergeben, so daß die Jungen aufeinanderfolgender Würfe eine ganz unterschiedlich rasche Ausbildung des Milchgebisses zeigen können. Demgegenüber läßt das Material erkennen, daß viel eher zwischen den Geschwistern eines Wurfes in vielen Fällen eine gewisse Beziehung in bezug auf die Zahnung besteht, daß z. B. bei verzögerter Zahnentwicklung mehr oder weniger alle Geschwister eines Wurfes betroffen sind (Ausnahmen, besonders zu Beginn der Zahnung, bestätigen die Regel). Die Aufstellungen zeigen weiterhin noch einmal, daß zwischen Gewichtsentwicklung und Zahnung kein bestimmtes Verhältnis hergestellt werden kann.

### Zusammenfassung

Die Arbeit untersucht die Milchgebißentwicklung und den Zahnwechsel bei Ursiden mit Ausnahme des Lippenbären (*Melursus ursinus* Shaw), vorwiegend nach Beobachtungen an lebenden, im Zoo Leipzig geborenen Bären.

Einleitend wurde die Frage beleuchtet, inwieweit das Zahnge-schehen, das an Braunbären beobachtet wurde, die seit mehreren Generationen in Gefangenschaft geboren wurden, durch Einfluß

von Gefangenschaftsbedingungen verändert sein könnte. Dabei wurden keine Anzeichen eines verändernden Einflusses der Gefangenschaftshaltung bemerkt.

Das Milchgebiß des Braunbären wurde ebenso wie das anderer Ursiden durch Reduktion der schneidenden Elemente, insbesondere des Reißzahnpaares, Betonung der kauenden Teile und durch die relativ kurze Funktionsdauer charakterisiert.

Die Ausbildung und Funktionsdauer des Milchgebisses und der Zahnwechsel wurden beim Braunbären vorwiegend durch direkte Beobachtung und durch Röntgenaufnahmen von lebenden Bären (220 Stück) sowie durch Schädelstudien und durch histologische Untersuchungen der Kiefer zweier Jungbären ermittelt (vgl. Rückblick S. 84—87).

Die Braunbären werden wie die anderen Ursiden zahnlos geboren. Die ersten Milczähne ( $i_2$ ,  $c$  oder  $p_4$ ) brechen in der 7. Lebenswoche durch das Zahnfleisch. Im Verlauf des 3. Lebensmonats ist das Milchgebiß bis auf die im Verlauf der Phylogenie rückgebildeten und bei den einzelnen Individuen in unterschiedlichem Grade reduzierten  $i_1$  und  $p_2$  ausgebildet. Der Durchbruch der bleibenden Molaren setzt mit den  $m_1$  im 5. Monat ein; erst damit wird dem Bären das Zerkleinern festerer Nahrungsteile ermöglicht. Der Wechsel des Vordergebisses beginnt mit den  $I_1$  im 5. bis 6. Monat. Zwischen Ausfall des Milczahnes und Durchbruch des Ersatzzahnes liegt in der Regel kein zeitlicher Zwischenraum. Oft sind eine Zeitlang beide Zähne zu sehen, ehe der Milczahn von dem nachschiebenden Ersatzzahn herausgedrängt wird. Mit dem Abschluß des 1. Lebensjahres sind alle Zähne des bleibenden Gebisses — bis mitunter auf die  $\bar{C}$  — bereits durch das Zahnfleisch gestoßen. Bis Mitte des 2. Lebensjahres sind die  $C$  vollständig in Stellung gegangen. Histologische Untersuchungen ergaben, daß die nur einmal angelegten 1. Prämolaren entwicklungsgeschichtlich, ebenso wie die Molaren, zur ersten Dentition gehören, wenn sie auch funktionell Zähne des bleibenden Gebisses sind. Es wird ein neuer Vorschlag zur Kennzeichnung dieses Umstandes in der Zahnformel gebracht (vgl. Rückblick S. 84 und 87).

Die bekannten Zahnformeln für das Milch- und das bleibende Gebiß wurden im wesentlichen bestätigt. Es wurde vorgeschlagen, die nicht mehr durch den Kiefer brechenden Zähne nicht mehr in die Formel aufzunehmen ( $\bar{P}_2$ ) und die überhaupt nicht oder nicht



mehr regelmäßig das Zahnfleisch durchstoßenden Zähne in Klammern zu setzen ( $\overline{p2}$ ,  $\underline{P2}$ ,  $\overline{P3}$ ) (vgl. Rückblick S. 86 und 87).

Ein gesetzmäßiges regelmäßiges Aufeinanderfolgen der einzelnen Milchzähne und der Zähne des bleibenden Gebisses ließ sich nicht ermitteln, vielmehr können sowohl die  $i2$  und  $c$  als auch die  $\underline{p4}$  und  $\underline{i1}$  als erste Milchzähne durch das Zahnfleisch brechen. Die  $\underline{i1}$  und die  $\underline{p2}$  beenden stets den Milchzahndurchbruch. Die Ausbildung des bleibenden Gebisses erfolgt regelmäßiger, doch schieben sich die Schneidezähne und Backzähne auch in unterschiedlicher Weise ineinander.

Anomalien, wie Unter- bzw. Überzahl von Zähnen, wurden im Milchgebiß nicht festgestellt. Lediglich die  $\underline{p2}$ ,  $\underline{P2}$  und  $\underline{p4}$  können mitunter vorn leicht nach innen gedreht vorkommen. Zahnerkrankungen, wie z. B. Karies, wurden nicht vorgefunden. Das vorzeitige Abbrechen von Milchzähnen ist teils in mangelhafter Verkalkung ( $i1$ ,  $i2$ ) begründet, teils aber auch in der längeren Funktionszeit ( $c$ ).

Während sich für die Ausbildung des Milch- und des bleibenden Gebisses beim Braunbären keine Korrelation zur Gewichtsentwicklung und Größenzunahme ergab, ließen sich Hinweise für eine Abhängigkeit vom Geschlecht, vor allem beim Durchbruch der zuletzt erscheinenden Zähne des bleibenden Gebisses, herauslesen. Auch scheinen die Milchzähne im männlichen Geschlecht vor allem in medial-distaler Richtung ein wenig größer zu sein als im weiblichen.

Eine Zusammenstellung von mehreren Würfen des gleichen Elternpaares in einer Reihe von aufeinanderfolgenden Jahren ergab, daß die Eltern ihren sämtlichen Nachkommen keine Anlagen für eine stets gegenüber dem Durchschnitt verfrühte oder verzögerte Zahnung weitergaben, sondern daß sich unter ihrer Nachkommenschaft Würfe mit - gegenüber dem Durchschnitt - verzögerter bzw. verfrühter Zahnentwicklung abwechseln.

Für den Einfluß von Krankheiten auf die Zahnentwicklung wurden zwei Beispiele gebracht (S. 92).

Durch Zusammenstellung der in der Literatur veröffentlichten Notizen zum Zahngeschehen bei anderen Ursiden, durch Schädeluntersuchungen sowie Verwertung von in Leipzig an lebenden Tieren gemachten Beobachtungen wurde ermittelt, daß beim Eisbären (*Ursus* [*Thalarcos*] *maritimus* Phipps), Baribal (*Ursus americanus* Pallas), Brillenbären (*Ursus ornatus* Cuvier), mutmaßlich auch beim Kragenbären (*Selenarcos thibetanus* Cuvier) und Ma-

laienbären (*Helarctos malayanus* Raffles) nicht nur die gleiche Zahnformel, sondern auch die gleiche Entwicklungszeit für das Milchgebiß wie beim Braunbären, mit kleinen zeitlichen Unterschieden (vgl. Rückblick S. 117—119), angenommen werden kann. Auch der Zahnwechsel verläuft für den Eisbären, Baribal, Brillenbären und (teilweise nachgeprüft) ebenfalls für den Kragenbären in der gleichen Weise und annähernd zur gleichen Zeit wie beim Braunbären — beim Eisbären bei den zuletzt erscheinenden Zähnen etwas verzögerter, bei den anderen genannten Ursiden etwas rascher.

Wie aus den Angaben in der Literatur zu folgern ist, schließt sich der ausgestorbene Höhlenbär (*Ursus spelaeus* Rosenm.) den rezenten Ursiden nicht nur in der Zahnformel des Milchgebisses und der Größe der Milchzähne, sondern auch hinsichtlich der Durchbruchzeiten der Milch- und bleibenden Zähne eng an.

Rückblicke auf die einzelnen Abschnitte wurden gegeben auf den Seiten 84 bis 87, 117 bis 119, 124, 127.

---

### Summary

This work examines the development of the deciduous teeth and the change of teeth with the Ursidae, with the exception of the Sloth Bear (*Melursus ursinus* Shaw), mostly made by observations of bears, born in the Zoo of Leipzig. Introductory the question was viewed closely, how much the development of teeth, having been observed with Brown Bears, living for generations in captivity, might be influenced by the condition of captivity. Thereby no symptoms of a changing influence were noticed. The deciduous teeth of the Brown Bears as well as of other Ursidae were characterized by the reduction of the cutting elements, especially of the carnassial teeth by the emphasis of the masticating parts, and by the relatively short duration of the function.

The growth and the duration of function of the deciduous teeth and the change of teeth with the Brown Bears were chiefly found out by direct observations, and by X ray photographs of living bears (220 animals), as well as by studies of skulls, and by the histological examination of the jaws of two young bears (compare page 84—87).

The Brown Bears as well as the other Ursidae are born toothless. The first deciduous teeth (i<sub>2</sub>, c or p<sub>4</sub>) break through the gums in

the seventh week. In the course of the third month of life the deciduous teeth are accomplished, with the exception of those species which in the course of phylogeny are formed back, and with some individuals are reduced  $i1$  and  $p2$  in a different degree. The breaking through of the permanent molares begins with  $m1$  in the fifth month. Only then it is possible for the bears to chew solid food to pieces. The change of the incisors begins with  $I1$  with the fifth till sixth month. As a rule there is no temporal interval between the falling out of the deciduous tooth and the breaking through of the permanent tooth. Often both teeth are to be seen for a time, before the deciduous tooth is pushed off by the permanent tooth. With the end of the first year of life all the permanent teeth are pushed through the gums, with the occasional exception of the  $\overline{C}$ . By the midst of the second year of life the  $C$  are complete. Histological examinations proved that the only once placed first premolars as well as the molares belong to the first dentition, if they are also teeth in function of the permanent teeth. There is brought out a new proposal to characterize this circumstance in the formula of teeth (compare page 84 and 87).

The well known formulas of teeth for the deciduous teeth and the permanent teeth were essentially confirmed. It was proposed to omit in the formula the teeth no more breaking through the jaw ( $\overline{P2}$ ) and to put in brackets the teeth which do not push through the gums regularly ( $\overline{p2}$ ,  $\underline{P2}$ ,  $\overline{P3}$ ) (compare page 86 and 87).

A legal and regular succession of the single deciduous teeth and of the permanent teeth was not to be found out, on the contrary the  $i2$  and  $c$  as well as the  $\underline{p4}$  and  $\underline{i1}$  can break through the gums as first deciduous teeth. With  $\underline{i1}$  and  $\underline{p2}$  is the breaking through of the deciduous teeth finished. The accomplishment of the permanent teeth happens more regularly, but the incisors and the molares push themselves into one another in various ways.

Anomalies, e. g. a surplus or a minority of teeth were not stated with the deciduous teeth. Only the  $\underline{p2}$ ,  $\underline{P2}$  and  $\underline{p4}$  may be slightly turned inside in front. Diseases of teeth, e. g. the caries were not found. The premature breaking off of the deciduous teeth is partly based upon the deficient calcination ( $i1$ ,  $i2$ ), and partly in the longer time of function ( $c$ ).

For the cultivation of the deciduous teeth and the permanent teeth with the Brown Bear there resulted no correlation to the deve-

lopment of growth and gaining of weight, there were to be found hints for the dependence on sex, especially by the breaking through of the teeth, appearing last, of the permanent teeth. Also the deciduous teeth of the male sex seem to be a little bigger in medial — distal direction than with the female sex.

A combination of several litters of the same parents in a sequence of years following one upon another proves that the parents transmitted to the posterity no inclination of getting the teeth either delayed or too early. It showed on the contrary that in the posterity the litters change with a development of teeth either delayed or too early in comparison with the average.

Two examples were given for the influence of diseases on the development of teeth (page 92).

By putting together the notices published in literature about the development of teeth with the other Ursidae, by examinations of skulls, and by observations made on living animals in Leipzig, it was found out that with the Polar Bear (*Ursus* [*Thalarchtos*] *maritimus* Phipps), Baribal (*Ursus americanus* Pallas), Spectacled Bear (*Ursus ornatus* Cuvier), probably also with the Himalayan Bear (*Selenarctos thibetanus* Cuvier), and the Malayan Bear (*Helarctos malayanus* Raffles) there may be adopted not only the same formula of teeth but also the same time of development for the deciduous teeth as with the Brown Bears, with a little difference of time only. (Compare deciduous teeth page 117—119) Also the change of teeth proceeds with the Polar Bear, Baribal, Spectacled Bear and (partly examined) with the Himalayan Bear in the same way and almost at the same time as with the Brown Bear, but with the Polar Bear a bit later concerning the teeth appearing last, a little quicker with the Ursidae mentioned above.

From the statement in literature is to be concluded that the *Ursus spelaeus* Rosenm. corresponds not only in the formula of the deciduous teeth and the size of the deciduous teeth, but also in the breaking through of the deciduous teeth and the permanent teeth with the other Ursidae. Retrospects for the individual paragraphs are given on the pages: 84—87, 117—119, 124, 127.

### Schrifttum

Adloff, P.: Zur Dentitionsfrage, auch in bezug auf das menschliche Gebiß. *Paradentium* 9 (1937) 144—167 (Beilage zur Zahnärztl. Rundschau 46).



- Adolf, T. A.: Wachstum und Entwicklung von Braunbären nach Beobachtungen im Moskauer Zoo 1940 (russisch). Arb. aus dem Moskauer Zool. Garten **4** (1949) 78–91.
- Anghi, C. G. v.: Nachrichten aus Zoologischen Gärten: Budapest. D. Zool. Garten (NF) **7** (1934) 154–155.
- Ashton, E. H.: Sexual differences in the dimensions of the milk teeth of chimpanzee and gorilla. Proc. Zool. Soc. London **126** (1956) 121–125.
- Bachofen-Echt, A.: Beobachtungen über die Entwicklung und Abnutzung der Eckzähne bei *Ursus spelaeus* und seiner Urform. Spelaologische Monographien **7/8** (Die Drachenhöhle bei Mixnitz) (1931) 574–580.
- Baumann, F.: Die freilebenden Säugetiere der Schweiz. Hans Huber, Bern (1949).
- Bäumler, H.: Die morphologischen Veränderungen des Schweineschädels unter dem Einfluß der Domestikation. Arch. f. Naturgesch., Abt. A **87** (12) (1921) 140–178.
- Behm, A.: Aus „Skansens“ Zoologischem Garten zu Stockholm. D. Zool. Garten **50** (1909) 97–105.
- Betheke, H.: Vergleichende Untersuchungen an Frettchen und Iltissen. Zool. Jb., Abt. Allg. Zool. u. Physiol. d. Tiere **36** (1919) 589–620.
- Blainville, H. M. de: Ostéographie, ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des mammifères. A. Bertrand, Paris, 1839–1864. **2. Teil 1** (1841).
- Bluhm, A.: Einiges über Erbllichkeit und Umweltbedingtheit des Geburtsgewichtes und der zeitlichen postfetalen Organentwicklung; sowie über Beziehungen zwischen beiden (nach Versuchen an *Mus musculus alb.*) Verh. V. Intern. Kongr. f. Vererbungswiss. **1** (1928) 453–467.
- Breuer, R.: Zur Anatomie, Pathologie und Histologie der Zähne und der Kiefer von *Ursus spelaeus*. Spelaologische Monographien **7/8** (Die Drachenhöhle bei Mixnitz) (1931) 581–610.
- Colyer, F.: Variations and Diseases of the Teeth of Animals. John Bale sons and Danielsson, London 1936.
- Couturier, M. A. J.: L'ours brun (*Ursus arctos* L.). Grenoble 1954.
- Cuvier, G.: Recherches sur des ossements fossiles. **7**, Paris 1835.
- Degerbøl, M.: Danmarks Pattedyr i Fortiden i Sammenligning med recente Former. Vidensk. Medd. **96** (Festskrift II) (1933) 357–641.
- Dittrich, L., u. I. v. Einsiedel: Bemerkungen zur Fortpflanzung und Aufzucht des Braunbären (*Ursus arctos* L.) im Leipziger Zoo. Teil I: Zur Fortpflanzung. D. Zool. Garten (NF) (1960) (im Druck).
- Döcke, F.: Zahn- und Bißanomalien beim Wild- und Farmfuchs. Med. Vet. Diss. Berlin 1957.
- Ehrenberg, K.: Die bisherigen Ergebnisse der Untersuchungen über die Gebißentwicklung und den Zahnwechsel bei Höhlenbären aus der Drachenhöhle bei Mixnitz. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-Nat. Klasse v. **11. 5. 1922** (1922a).
- Die bisherigen Untersuchungen über die frühen Entwicklungsstadien (Embryonen und Neonata) und über die Fortpflanzungsverhältnisse des Höhlenbären aus der Drachenhöhle bei Mixnitz. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-Nat. Klasse v. **26. 10. 1922** (1922b).

- Ehrenberg, K.: Über die ontogenetische Entwicklung des Höhlenbären. (Die frühesten Entwicklungsstadien und die Fortpflanzungsverhältnisse.) Pal. Zt. 5 (1923) 239—245.
- Die Variabilität der Backzähne des Höhlenbären. Spelaeologische Monographien 7/8. (Die Drachenhöhle bei Mixnitz) (1931a) 537—573.
- Über die ontogenetische Entwicklung des Höhlenbären. Ebenda (1931b) 624—710.
- Neue Untersuchungen über das Skelett von neugeborenen Braun- und Höhlenbären. Verh. zool.-bot. Ges. Wien 85 (1936) 1—13.
- Erdrbrink, D. P.: A review of fossil and recent bears of the old world with remarks on their phylogeny based upon their dentition. Proefschrift Deventer. (1953).
- Euler, H., u. R. Ritter: Die Erbanlagen für Gebiß und Zähne. Handbuch der Erbbiologie des Menschen. Herausg. v. G. Just 4 (1940) 528—560.
- Fabian, H.: Merkmale und Grenzen in der Domestikationsfrage am Gebiß. Deutsche Zahnheilkunde 84 (1933) 1—99.
- Faust, R., u. I. Faust: Bericht über Aufzucht und Entwicklung eines isolierten Eisbären, *Thalarectos maritimus* (Phipps). D. Zool. Garten (NF) 25 (1959) 143.
- Friant, M.: L'état de la dentition de l'ours blanc (*Ursus* [*Thalassarcos*] *maritimus* Desm.) nouveau-né. Compt. rend. Associat. Anatomistes 27 (1932) 291—300.
- Contribution à l'étude de la différenciation des dents jugales chez les Mammifères. Publ. du Mus. Nat. d. Hist. Nat. (1933).
- Gaudry: Matériaux pour l'histoire de temps quaternaires. Paris 1892.
- Gauss, H.: Zahnaltersbestimmung beim Silberfuchs. Inaug.-Diss. Leipzig 1939.
- Giebel, C. G. A.: Odontographie. Vergleichende Darstellung des Zahnsystems der lebenden und fossilen Wirbelthiere. Leipzig 1855.
- Die Zähne. Bronns Klassen und Ordnungen des Thier-Reiches 6 (V. Abt., I) (1874/1900) 90—236.
- Hall, E. R.: Record of supernumerary teeth in bears. Univ. Calif. Publ. Zool. 30 (1928) 243—250.
- Supernumerary and missing teeth in wild mammals of the orders Insectivora and Carnivora, with some notes on disease. J. dent. Res. 19 (1940) 103—143.
- Hauchecorne, F.: Diskussionsbeitrag. Z. f. Säugetierk. 6 (1931) 12—13. (Niederschrift der 4. Hauptversammlung; F. Niederschrift der 2. wiss. Sitzung).
- Heller, E.: Polar bears reared in Milwaukee. Bull. Washington Park Zool. Soc. Milwaukee 1 (1930) 2—5.
- Ebenda 3 (1932) 12 (zitiert nach Schneider, K. M., 1933).
- Hensel, R.: Über die Unterschiede zwischen *Ursus spelaeus* und *Ursus arctos*. Sitz.-Ber. Ges. Nat. Fr. zu Berlin Jahrg. 1876 (1876) 48—50.
- Henseler, H.: Untersuchungen über den Einfluß der Ernährung auf die morphologische und physiologische Gestaltung des Tierkörpers. Kühn-Archiv 1913/1914 (Berichte aus dem physiolog. Laboratorium und der Versuchsanstalt des landwirtsch. Inst. der Univ. Halle.) (1913/1914).

- Herre, W.: Domestikation und Stammesgeschichte. Evolution der Organismen. Herausg. v. G. Heberer **4** (1955) 801–857.
- Hilzheimer, M.: Raubtiere (Carnivora). Brehms Tierleben. Herausg. v. O. zur Strassen **12**, 4. Aufl. Leipzig 1922.
- Inukai, T., u. K. Mukasa: Über den Zahnwechsel des Yesso Braunbären *Ursus arctos yesoensis* Lyd. Fol. anat. Japon. **12** (1934) 291–298.
- Keil, A.: Grundzüge der Zahnforschung bei den Wirbeltieren und beim Menschen. Sammlung Bornträger **16** Berlin-Zehlendorf 1942.
- Klatt, B.: Mendelismus, Domestikation und Kraniologie. Arch. f. Anthropologie Neue Folge **18** (1921a) 225–250.
- Untersuchungen zum Domestikationsproblem. Bibliotheca genetica **2** (1921b) und **6** (1923).
- Vergleichende Untersuchungen von Caniden und Procyoniden. Zool. Jahrb., Abt. Allg. Zool. **45** (1928) 217–292.
- Gefangenschaftsveränderungen bei Füchsen. Jen. Z. f. Med. u. Naturw. (Plate-Festschrift) **67** (1932) 452–468.
- Zur Frage des Hirngewichts beim Fuchs. Zool. Anz. **149** (1952) 2–8.
- Knottnerus-Meyer, Th.: Über den Eisbären und seine geographischen Formen. Sitz.-Ber. Ges. Nat. Fr. zu Berlin, Jahrg. 1908 (1908) 170–186.
- Koby, F. E.: Le dimorphe sexuel des canines d'*Ursus arctos* et d'*U. spelaeus*. Rev. Suisse Zool. (Genève) **56** (1949) 675–687.
- La dentition lactéale d'*Ursus spelaeus*. Ebenda **59** (1952) 511–541.
- Koch, W.: Über einen Fall von Mopsköpfigkeit bei Procyon. Z. f. Säugetierk. **2** (1928) 133–139.
- Kurzköpfigkeit als Domestikationsmerkmal beim Fuchs. B. M. T. W. Jahrg. 1951 (1951) 92–93.
- Korkhaus, G.: Die erste Dentition und der Zahnwechsel im Lichte der Zwillingsforschung. Vjschr. Zahnheilk. **45** (1929) 414–430.
- Die Genese der Gebißanomalien und Kieferdeformationen. Handbuch der Zahnheilkunde, Herausg. v. Ch. Bruha **4**, München 1939.
- Kormos, Th.: Die Felsnische Piliszántó, ihre Schichten und Fauna. Mitt. a. d. Jahrbuch der kgl. Ung. Geolog. Reichsanstalt **23** (1916) 333–524.
- Kostjan, E. J.: Eisbären und ihr Wachstum. D. Zool. Garten (NF) **7** (1934) 157–164.
- Neue Ergebnisse über die Fortpflanzung der Eisbären (russisch). Zoologisches Journal **33** (1954) 207–215.
- Krementz, A.: Der Bär. (Ein Beitrag zur Naturgeschichte desselben und zur Jagd auf Bärwild.) W. Baensch, Verlagshdl., Berlin 1888.
- Leeche, W.: Zur Frage nach der stammesgeschichtlichen Bedeutung des Milchgebisses bei den Säugetieren. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. **28** (1909) 449–456.
- Zur Frage nach der stammesgeschichtlichen Bedeutung des Milchgebisses bei den Säugetieren. Ebenda **38** (1919) 275–370.
- Leyhausen, P.: Beobachtungen an einem jungen Schwarzbären (*Ursus americanus* Pall.) Z. f. Tierpsychologie **6** (1949) 433–444.
- Maas, H.: Zahnkrämpfe bei einem Bären. D. Zool. Garten **22** (1881) 193–194.
- Maier v. Mayerfels, St.: Zur Stammesgeschichte der europäischen Bären. Jahrb. f. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B, **62** (1929) 325–332.

- Mayer, St.: Das definitive Gebiß des Höhlenbären (*Ursus spelaeus* Ros.). Állattani Közlemények **28** (1931) 147—170.
- Manniche, L. V.: The terrestrial Mammals and Birds of Northeast Greenland. Medd. om Grønland **45** (1910) 1—199.
- Marinelli, W.: Der Schädel des Höhlenbären. Spelaeologische Monographien **7/8** (Die Drachenhöhle bei Mixnitz.) (1931) 332—479.
- Martin, P. L.: Mitteilungen aus dem Nill'schen Thiergarten und dem Museum der Urwelt in Stuttgart. D. Zool. Garten **17** (1876) 20—24.
- Middendorff, A. Th. v.: Untersuchungen an Schädeln des gemeinen Landbären, als kritische Beleuchtung der Streitfrage über die Arten der fossilen Höhlenbären. Verh. d. russ. kais. Mineralog. Ges. zu St. Petersburg Jahrg. 1850/51 (1850/51) 7—99.
- Reise in den äußersten Norden und Osten Sibiriens **2**, Teil II, St. Petersburg 1853.
- Mottl, M.: Über Stamm- und Artenmerkmale der Bären. Földtani Közlemény **64** (1934) 15—25.
- Murr, E.: Die Gebißentwicklung bei den Stinkmardern, insbesondere dem Frettchen. Landwirtsch. Pelztierzucht **4** (1933) 52—56.
- Nansen, F.: Unter Robben und Eisbären. F. A. Brockhaus, Leipzig 1926.
- Nathusius, H. v.: Vorstudien für die Geschichte und Zucht der Haustiere, zunächst am Schweineschädel. Berlin 1864.
- Nathusius, S. v.: Der Haustiergarten der Universität Halle. Hannover 1912.
- Nehring, A.: Über eine große wolfsähnliche Hunderasse der Vorzeit *Canis familiaris decumanus* Nehring und über ihre Abstammung. Sitz.-Ber. Ges. Nat. Fr. zu Berlin Jahrg. 1884 (1884) 153—165.
- Über die Gebißentwicklung der Schweine, insbesondere über Verfrühung und Verspätung derselben. Landw. Jb. **17** (1888) 31—82.
- Neuville, H.: Remarques sur les incisives inférieures des Ursidés et de quelques Carnivores. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. **21** (1915) 6—12.
- Nordmann, A. v.: Palaeontologie Südrußlands. I. *Ursus spelaeus*. Vortragen in: Finn. Soz. d. Wiss. 1854, Helsingfors 1858.
- Oboussier, H.: Kretinismus bei Silberfüchsen. Zool. Anz. **146** (1951) 1—20.
- Ouwehand, Azn. C. W.: Über Geburt und Jugendentwicklung eines Eisbären. D. Zool. Garten (NF) **11** (1939) 102—107.
- Owen, R.: Odontography. Treatise on the comparative anatomy of the teeth. **1 u. 2** (Tafeln). London 1840/45.
- Pedersen, A.: Fortgesetzte Beiträge zur Kenntnis der Säugetier- und Vogelfauna der Ostküste Grönlands. Medd. om Grønland **77** (1931) 385.
- Polardyr. Gyldendalske Boghandel — Nordisk Forlg., København 1934.
- Der Eisbär (*Thalarchos maritimus* Phipps). Verbreitung und Lebensweise. E. Bruuns & Cos. København 1945.
- Der Eisbär. A. Ziemsen Verlag. Wittenberg-Lutherstadt 1957.
- Prell, H.: Über doppelte Brunstzeit und verlängerte Tragzeit bei den europäischen Arten der Gattung *Ursus* Linné. Biol. Zbl. **50** (1930a) 257—271.
- Über die Fortpflanzungsbiologie der europäischen Bären. D. Zool. Garten (NF) **3** (1930b) 168—172.



- Prell, H.: Über die Tragzeitverhältnisse der arctoiden Raubtiere. Z. f. Säugetierk. **6** (1931) 57–65.
- Pocock, R. J.: The Black and Brown Bears of Europe and Asia. Journal Bombay Nat. Hist. Soc. **35** (1932) 771–823.
- Pohle, H.: Über den physiologischen Zahnausfall. Sitz.-Ber. Ges. Nat. Fr. zu Berlin Jahrg. 1921 (1921) 115–122.
- Über den Zahnwechsel der Bären. Zool. Anz. **55** (1923) 266–277.
- Quade, F.: Gibt es im Zahnwechsel Unterschiede zwischen den Geschlechtern? Berl. Med. Jahrg. 1956 (1956) 498–501.
- Reichenau, W. v.: Beiträge zur näheren Kenntnis der Carnivoren aus den Sanden von Mauer und Mosbach. Abh. d. Großherzogl. Hess. Geolog. Landesanstalt zu Darmstadt **4** (1906) 185–314.
- Rode, K.: Untersuchungen über das Gebiß der Bären. (Monographien zur Geologie und Palaeontologie, Ser. II., H. 7) Leipzig 1935.
- Röse, C.: Über die mittlere Durchbruchzeit der bleibenden Zähne des Menschen. D. Mschr. f. Zahnhlk. **27** (1909) 553–570.
- Rysgaard, I.: Bärchen Ursula. Franck'sche Verlagshandlung, Stuttgart 1954.
- Saporiti, E. J.: Contribucion al conocimiento de la biologia del oso de lentos. Ann. Soc. Cient. Arg. **147** (1949) 3–12.
- Schäff, E.: Über den Schädel von *Ursus arctos* L. Arch. f. Naturgesch. **55** (1889a) 244–267.
- Über individuelles Variieren des Schädels von *Ursus arctos* L. Sitz.-Ber. Ges. Nat. Fr. zu Berlin Jahrg. 1889, (1889b) 94–96.
- Schereschewskij, E. I.: Zitiert nach Kostjan, 1954 (1949).
- Schlosser, M.: Die Bären- oder Tischoferhöhle im Kaisertal bei Kufstein. Abh. d. math.-physik. Kl. d. Bayr. Akad. d. Wiss. **24** (1909) 387–506.
- Schlott, M.: Zur Kenntnis der Jugendentwicklung des Baribals (*Euarctos americanus* Pall.). D. Zool. Garten (NF) **17** (1950) 40–44.
- Schneider, K. M.: Zur Jugendentwicklung eines Eisbären. Ebenda **6** (1933) 156–165.
- Über die Tragzeit des Eisbären (*Thalassarcus maritimus* Erxl.) Zool. Anz. **151** (1953) 210–225.
- Zum Zahndurchbruch des Löwen (*Panthera leo*) nebst Bemerkungen über das Zahnen einiger anderer Großkatzen. D. Zool. Garten (NF) **22**, 4/6 (1959) 240–361.
- Seitz, A.: Eisbärenzucht im Nürnberger Tiergarten. D. Zool. Garten (NF) **19** (1952) 180–189.
- Eisbärenzucht 1952 in Nürnberg. Ebenda **21** (1954) 161–163.
- Spiegel, A.: Der zeitliche Ablauf der Bezahnung und des Zahnwechsels bei *Javamakaken* (*Macaca irus mordax* Th. u. Wr.). Z. f. wiss. Zool. **145** (1934) 711–732.
- Weitere Beobachtungen über den zeitlichen Ablauf der Bezahnung und des Zahnwechsels bei *Javamakaken*. Z. f. Säugetierk. **18** (1950) 125–135.
- Starck, D.: Kaumuskulatur und Kiefergelenk der Ursiden (Untersuchungen an verschiedenen Altersstadien). Morph. Jahrb. **76** (1935) 104–147.

- Stephan, H.: Vergleichend-anatomische Untersuchungen von Hirnen von Wild- und Haustieren. III. Die Oberfläche des Allocortex von Wild- und Gefangenschaftsfüchsen. Biol. Zbl. **73** (1954) 93—115.
- Stieren, A.: Tiergärtnerisches aus Rußland, II. D. Zool. Garten (NF) **7** (1934a) 138—140.
- Nachrichten aus Zoologischen Gärten: Leningrad. Ebenda **7** (1934b) 155—156.
- Terra, P. de: Vergleichende Anatomie des menschlichen Gebisses und der Zähne der Vertebraten. Verlag G. Fischer, Jena 1911.
- Thenius, E.: Zur Analyse des Gebisses des Eisbären *Ursus* (*Thalarctos*) *maritimus* Phipps 1774. Säugetierk. Mitteil. **1** (1953) 1—7.
- Theobald, P. W.: Kurzer Bericht über den Copenhagener Zoologischen Garten. D. Zool. Garten **14** (1873) 192—195.
- Vanhöffen, E.: Die Fauna und Flora Grönlands. I. Teil des II. Bandes der Grönlandexpedition der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin 1891—1893. Berlin 1897.
- Vlasák, J.: Über künstliche Aufzucht eines Eisbären (*Thalarctos maritimus* Phipps). D. Zool. Garten (NF) **16** (1950) 159—179.
- Walkhoff, O.: Die Vitamine und ihre Bedeutung für die Entwicklung, Struktur und Widerstandsfähigkeit der Zähne gegen Erkrankungen. Berlin 1929.
- Weber, M.: Die Säugetiere. 2 Bände. Verlag G. Fischer, Jena 1927/28.
- Wunderlich, C.: Fortpflanzung der Eisbären in Gefangenschaft. D. Zool. Garten **31** (1890) 124—125.
- Zalkin, V. I.: Zitiert nach Kostjan, 1954. (1936).
- Zipperlen, A.: Korrespondenzen: Über Eisbärengeburten in Cincinnati. D. Zool. Garten **31** (1890) 24.

Lothar Dittrich,  
Leipzig C 1, Dr.-Kurt-Fischer-Straße 29  
Zoologischer Garten



# **Die funktionelle Struktur der linken Herzkammer**

## **1. Mitteilung Die Muskulatur des linken Ventrikels**

Von

**A. Klümper**

Mit 21 Abbildungen

(Eingegangen am 10. August 1959)

### **Inhaltsverzeichnis**

#### **Einleitung:**

Das Problem und seine Geschichte .....	144
--	-----

#### **Kapitel 1:**

Das Fasersystem in der linken Herzkammer .....	147
Material und Methode .....	147
Der Faserverlauf in der Diastole .....	149
Äußere Vertikalfasern .....	150
Äußere Schrägfasern .....	151
1. Oberflächliche Schicht .....	151
2. Mittlere Schicht .....	153
3. Tiefe Schicht .....	153
Mittelschichtfasern .....	154
Innenschichtfasern .....	154
1. Äußere Lage .....	154
2. Tiefe Lage .....	156
Der Faserverlauf in der Systole .....	157
Äußere Vertikalfasern .....	157
Äußere Schrägfasern .....	158
1. Oberflächliche Schicht .....	158
2. Mittlere Schicht .....	158
3. Tiefe Schicht .....	158
Mittelschichtfasern .....	158
Innenschichtfasern .....	159
1. Äußere Lage .....	159
2. Mittlere Lage .....	160
3. Tiefe Lage .....	161



## Kapitel 2:

Ergebnisse und Diskussion .....	161
Das Strukturbild im ganzen .....	163
Strukturvergleich in Systole und Diastole .....	165
Diskussion .....	168
Funktionelle Ergebnisse .....	172
Zusammenfassung .....	173
Schrifttum .....	

### Das Problem und seine Geschichte

Schon die frühesten Untersucher des Herzens gingen von der Vorstellung aus, daß die Aufklärung seiner komplizierten Muskelarchitektur auch den Schlüssel zum Verständnis seiner Funktion liefern müßte.

Die Untersuchung des schlagenden Herzens mit immer erfolgreicher werdenden physiologischen Methoden hat dieses Problem jedoch jahrhundertlang immer mehr in den Hintergrund des wissenschaftlichen Interesses gerückt. Es ist deshalb ungelöst geblieben, obgleich zahlreiche Forscher sich immer wieder der Tatsache bewußt waren, daß es ohne ein Verständnis der Form auch kein Verständnis der Funktion geben kann.

Deshalb wird auch in dieser Arbeit der Versuch unternommen, der Physiologie neue morphologische Grundlagen zur Verfügung zu stellen, mit deren Hilfe sich auch die Funktion eingehender analysieren und verstehen läßt.

Die ersten Untersuchungsergebnisse über den strukturellen Aufbau der Herzmuskulatur sind uns von Vesal (1555) bekannt. Er beschreibt gerade, quere und schiefe Fasern, die teils beiden Kammern, teils nur einer angehören.

Steno spricht bereits vom Umbiegen der äußeren Fasern an der Herzspitze in das Innere des Ventrikels.

Lower (1669) und Winslow (1747) konnten spiralförmige Muskelfasern von den Ostienringen zur Herzspitze verfolgen, wo sie im Herzwirbel umbiegen und als Fasern der Innenschicht zu den Ostien wieder zurücklaufen. Lower hat bereits Muskelfasern in die Papillarmuskeln einstrahlen sehen.

Wolff (1781) und Gerdy (1823) bestätigen die Lowerschen Befunde, wobei Gerdy noch Faserbündel hervorhebt, die beide Ventrikel untereinander verbinden.

Seit C. Ludwig (1849) steht die Funktion im Vordergrund der Beobachtung. Morphologische Studien schließen sich ergänzend an. Ludwig stellt erstmalig fest, daß die äußeren und inneren Faserschichten durch quer verlaufende Fibrillenbündel, besonders an der Basis, auseinandergedrängt wer-

den. Die Papillarmuskeln sollen nach ihm Fasern aus dem Herzwirbel, d. h. aus der Innenschicht und aus der Zwischenmuskulatur, erhalten.

Winkler (1865) trennt im Myokard eine Hauptmuskulatur und eine Nebenmuskulatur. Zur Hauptmuskulatur rechnet er die Ludwigsche Zwischenschicht oder Mittelschicht, zur Nebenmuskulatur die äußeren und inneren Faserzüge. Die Fasern der Nebenmuskulatur sollen linksgewundene Spiralen darstellen, die von den venösen Ostien und dem septalen Abschnitt des Aortenringes entspringen. In dem Vortex bilden sie sog. „Digitationes“ (zwei gebogene ineinandergeschlungene Finger). Aus der rechten Digitation ziehen die Fasern in die ventrale Papillarmuskelgruppe, aus der linken in die dorsale Papillarmuskelgruppe. An der Hauptmuskulatur — der Mittelschicht — unterscheidet er sechs verschiedene Züge. Die äußeren Fasern biegen in den Vortex ein; tiefere Faserzüge umgreifen beide Herzkammern, sind an der Bildung des Septums beteiligt und münden in die Papillarmuskeln. Einige Fasern entspringen in den Papillarmuskeln und enden dort auch wieder. Die innersten Fasern der Hauptmuskulatur gehören nur der linken Kammer an.

An dieser Gliederung der Muskulatur der linken Herzkammer in drei Lagen haben auch Henle und Krehl festgehalten.

Nach Krehl sollen die Außen- und Innenschicht sehnig enden; die Mittelschicht, die er als „Triebwerk“ bezeichnet, stellen Faserzüge dar, die immer muskulös bleiben und wieder in sich zurücklaufen.

Die Aortenwurzel wird von Muskelzügen umschlossen und eingengt. Krehl stellt vor allem die funktionellen Leistungen der einzelnen Schichten heraus. Er diskutiert erstmalig eine zeitliche Folge der Kontraktionen. Diastolisch soll zuerst die Mittelschicht erschlaffen, wodurch die Längsfaserschichten auseinandergedrängt werden (Feneis hat 1944 diese Probleme erneut zur Diskussion gestellt).

Der vollständige Schluß der Atrioventricularklappen kann nur durch eine konzentrische Einschnürung der Atrioventricularostien erreicht werden.

Die funktionell ausgerichteten Untersuchungen Krehls wurden von Albrecht, Mall, MacCallum, Benninghoff, Robb and Robb und Puff fortgesetzt.

Albrecht (1903) unterteilt den Raum des linken Ventrikels in einen supra- und interpapillären Abschnitt und beschreibt Horizontalfasern des Septums, die in den vorderen Papillarmuskel einstrahlen.

Einen sehr wesentlichen Beitrag stellen die Arbeiten Mac Callums (1900) und Malls dar.

Mall baut auf den Studien Mac Callums auf. Als oberflächliche Bulbuspirale beschreibt er Fasern, die am linken Anulus fibrosus ventral entspringen und das hintere Vortexhorn bilden, als oberflächliche Sinusspirale die Faserzüge des vorderen Vortexhorns, die vom hinteren Umfang des rechten Anulus fibrosus herkommen. Die Fasern der tiefen Bulbuspirale nehmen unter den Ursprüngen der oberflächlichen Bulbuspirale ihren Anfang. Sie umkreisen die linke Kammer, schließen sich zum Teil den Fasern der oberflächlichen Bulbuspirale an und unterkreuzen am Septum ihre

eigenen Ursprünge, um an der Aortenwurzel zu inserieren. Die Faserzüge der tiefen Sinusspirale gehören fast ausschließlich zur Eigenmuskulatur der rechten Kammer. Am Aortenconus und Ostium venosum sinistrum beschreibt Mall Zirkulärfasern.

Was Mall als oberflächliche Sinus- und Bulbusspirale bezeichnet, nennt Tandler vordere und hintere Vortexfasern. Alle diese oberflächlichen Faserzüge sollen direkt oder indirekt über die Chordae tendineae wieder zu den Sehnenringen zurücklaufen. Mit seinen Wandfasern schließt sich Tandler dem Winklerschen Begriff der „Hauptmuskulatur“ an. Sie entspricht der Zwischen- oder Mittelschicht der älteren Autoren. Teile der Wandfasern verlaufen in die vordere Papillarmuskelgruppe, andere in die hintere und direkt zum Anulus fibrosus sinister. Die horizontalen Züge dieser Schicht bezeichnet er als „Triebwerk“ (vgl. Krehl). Tandler hat systolische und diastolische Herzen miteinander verglichen. Er macht auf die große Distanz der Papillarmuskeln in der Diastole aufmerksam; in der Systole sollen sich die beiden Papillarmuskelgruppen aneinanderlegen.

Nach Benninghoff existieren in der linken Kammer zwei Muskelströme, die ventral und dorsal von der Aortenwurzel entspringen und spiralig über die linke Kammer abwärts verlaufen. Sie ziehen die Einstromungsbahn an die Austreibungsbahn heran. Die systolische Hohlraumverkleinerung erfolgt durch eine Verformung und Verschiebung der Muskelteile. Den äußeren Schrägfasern schreibt er die systolische Drehung der linken Herzkammer um die Längsachse zu. Die oberflächlichen Fasern umhüllen beide Ventrikel, die tiefen Fasern umkreisen jede Kammer für sich (mittlere Ringschicht), und die Muskeln des Conus arteriosus stellen Reste alter Bulbusmuskulatur dar.

Robb and Robb (1941) bauen auf den Untersuchungen Malls und Tandlers auf. Die oberflächliche Bulbus- und Sinusspirale decken sich in ihrem Verlauf annähernd mit den von Mall beschriebenen gleichnamigen Faserzügen. Im Gegensatz zu Mall, der die tiefe Sinusspirale der Eigenmuskulatur der rechten Herzkammer zuordnet, betonen Robb and Robb, daß die Hauptmasse der Muskelfasern der tiefen Sinusspirale unter ihre Ursprünge an der Basis der linken Kammer zurückläuft. Die tiefe Bulbusspirale ist nach Robb and Robb nur auf die linke Kammer beschränkt. Die oberflächlichen Muskelfasern sollen die Spitze des Herzens fixieren und den Verschluß der Atrioventricularklappen garantieren. Sie sollen sich früher als die tiefen Fasern kontrahieren. Aus dem Experiment schließen Robb and Robb, daß die Austreibung in der linken Kammer im wesentlichen durch die tiefe Sinusspirale bewirkt wird.

Aus diesem geschichtlichen Überblick ergibt sich, daß der Verlauf der oberflächlichen Fasern und ihre Fortsetzung als subendocardial aufsteigende Längszüge seit langem bekannt ist.

Lower hat Ursprung, Ansatz und Verlauf dieses Fasersystems beschrieben. Ludwig verdanken wir jene Erkenntnis über die äußeren Schrägfasern, die spätere Autoren nur noch ausgeweitet, ihnen aber nichts prinzipiell Neues mehr hinzugefügt haben. Nur die Nomenklatur hat sich dauernd geändert.

In der Darstellung der mittleren Faserschicht besteht keine einheitliche Auffassung. Ludwig stellt die Mittelschichtfasern in ihrem Verlauf als Achtertouren dar. Winkler spricht von einer Hauptmuskulatur und analysiert sechs verschiedene Faserzüge. Krehl definiert die Innenschicht als Muskelkegel, der keine Verbindung zu den Sehnenringen habe. Nach Mac-Callum gehören der Mittelschicht Fasern an, die durch das Septum laufen und beide Kammern umschlingen. Mall, Robb and Robb bezeichnen die Mittelschichtfasern als tiefe Bulbus- und Sinusspirale und Benninghoff als mittlere Ringschicht.

Krehl hat als erster den Versuch unternommen, die Herzmuskulatur funktionell zu analysieren. Viele Untersucher, die diesem Wege gefolgt sind, haben aber immer nur Teilfunktionen untersucht. Erst vor kurzem hat Puff (1958) den gesamten Funktionsablauf der Herzkammern im Zeitlupenfilm darstellen und hierzu die Faserarchitektur in Beziehung setzen können.

Er findet, daß die Kontraktion an der rechten Herzkammer nach einem bestimmten raumzeitlichen Plan über die Muskelfasersysteme abläuft. Der große vordere Papillarmuskel leitet die Systole ein. Einströmungs- und Austreibungsbahn folgen in ihrer Kontraktion zeitlich aufeinander. Die Ergebnisse dieser kinetischen Analyse wurden jedoch nur zur Faserstruktur der rechten Kammer in Beziehung gesetzt.

Die Untersuchung der Faserstruktur der linken Herzkammer und ihre funktionelle Deutung sind Aufgabe dieser Arbeit. Ihr gingen Untersuchungen voraus, welche eine Klärung des zeitlichen Ablaufes der Kontraktionsvorgänge an der linken Kammer herbeiführen sollten. Nachdem diese gezeigt hatten, daß sich auch an der linken Herzkammer die Muskulatur der Austreibungsbahn erst kontrahiert, nachdem die Kontraktion der Einströmungsbahn abgelaufen ist (Puff, 1959; Klümper, 1959), drängte der Wunsch nach einer funktionellen Deutung dieses Verhaltens in einer eingehenden Strukturanalyse der Fasersysteme an der linken Herzkammer, so wie diese durch Puff für die rechte Herzkammer bereits vorliegt.

## Kapitel 1

### Das Fasersystem der linken Herzkammer

#### Material und Methode

Die Untersuchungen wurden am Hammelherzen durchgeführt, da frisches, unseziertes, pathologisch unverändertes menschliches Material nicht zur Verfügung stand.

Das Hammelherz und das menschliche gleichen sich bis auf die äußeren Vertikalfasern, die beim Menschen rudimentär sind. Auch



die Papillarmuskeln, deren funktionelle Bedeutung Puff am Hammelherzen untersuchen konnte, zeigen gleiches Verhalten.

Es wurden sechs Hammelherzen und ein menschliches in Systole und vier Hammelherzen und ein menschliches in Diastole präpariert.

Wenn man frische Herzen sechs Stunden in Salzwasser kocht, gelangen sie durch Wärmekontraktion (nach Hesse) in maximale Systole.

Die diastolische Herzform erhält man auf folgendem Wege: In das Ostium atrioventriculare sinistrum wird durch die Öffnung einer Lungenvene im linken Vorhof ein Gummischlauch eingeführt, wonach die Lungenvenen durch Nähte verschlossen werden. Die Aorta wird oberhalb der Semilunarklappen abgebunden und die linke Herzkammer mit einer großen Injektionsspritze unter Druck mit Gips gefüllt. Dieses Verfahren muß am lebend frischen Herzen vorgenommen werden, damit Gefügeverschiebungen bei der Faserdehnung noch möglich sind. Nach Erhärten des Gipses werden auch die diastolischen Herzen sechs Stunden in Salzwasser gekocht, um sie für die Präparation vorzubereiten.

Entfernung der Vorhöfe und des Epicards unter fließendem heißem Wasser mit Hilfe eines harten Pinsels. Einlegen für 48 Stunden in 10 %ige Formollösung. Kurze Zwischenwässerung und anschließende Präparation mit einer spitzen Uhrmacherpinzette unter Benutzung einer Lupenbrille. Die dargestellten Faserschichten werden photographiert und in schematischen Zeichnungen festgehalten.

Um einen besseren Vergleich zwischen den Faserverläufen des diastolischen und systolischen Herzens zu ermöglichen, sind die schematischen Zeichnungen beider Funktionszustände zusammen abgebildet. Die Buchstaben zu den schematischen Zeichnungen bedeuten:

- D = Diastolische Kammer
- S = Systolische Kammer
- v = Ansicht von ventral
- d = Ansicht von dorsal
- l = Ansicht von lateral
- s = Ansicht von septal
- sd = Ansicht von septodorsal
- ds = Ansicht von dorsoseptal
- Z = Schematische Zusammenfassung

Die schematischen Zusammenfassungen sind von ventral dargestellt.

## Der Faserverlauf in der Diastole

Dort, wo die obere Umrandung des Ostium atrioventriculare sinistrum die Aortenwurzel berührt, liegen das Trigonum fibrosum

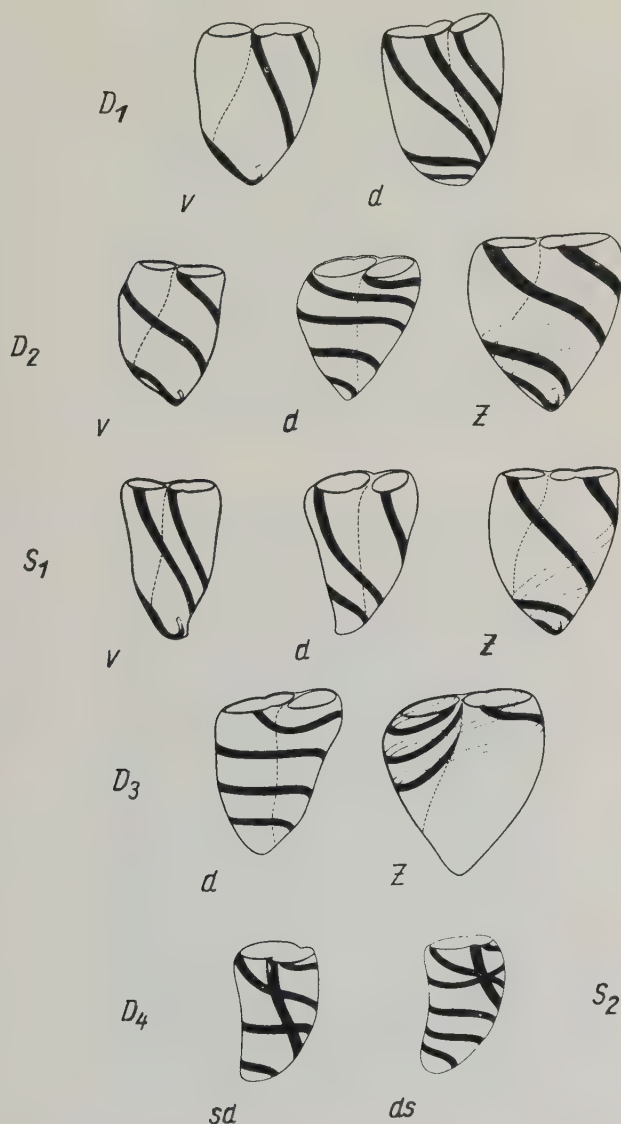


Abb. 1. D<sub>1</sub>, äußere Vertikalfasern; D<sub>2</sub> und S<sub>1</sub>, oberflächliche Schicht der äußeren Schrägfasern; D<sub>3</sub>, mittlere Schicht der äußeren Schrägfasern; D<sub>4</sub> und S<sub>2</sub>, tiefe Schicht der äußeren Schrägfasern

sinistrum und dextrum. Dieses bindegewebige „Herzskelett“ an der Kammerbasis stellt den Ursprung und Ansatz fast aller Muskelfasern der linken Herzkammer dar.

### Äußere Vertikalfasern

Unter dem Epicard liegen Fasern, die in steilen Rechtsspiralen zur Herzspitze verlaufen. Sie entspringen am gesamten Anulus fibrosus sinister und am dorsalen Umfang des Anulus fibrosus dexter. Die Fasern, die vom linken Anulus fibrosus kommen, gehören fast ausschließlich der linken Kammer an. Die Faserzüge, die am ventralen Abschnitt des linken Anulus fibrosus ihren Ursprung nehmen, verlaufen nahezu vertikal über die vordere Fläche der linken Kammer und wenden sich erst im unteren Drittel der Kammer zum Margo obtusus (Abb. 1, D<sub>1</sub>, v), ziehen fast horizontal über die Facies diaphragmatica und biegen unter der Spitze der rechten Herzkammer wieder nach ventral zur linken Kammer um. Von hier aus münden sie in die Rechtsspirale des Vortex (Abb. 1, D<sub>1</sub>, v).



Abb. 2. Vorderfläche des Herzens; äußere Schrägfasern

- a: Mittlere Schicht über der linken Herzkammer
- b: Mittlere Schicht über der rechten Kammer
- c: Eigenmuskulatur der rechten Kammer
- d: Tiefe Schicht der äußeren Schrägfasern



Abb. 3.- Dorsalansicht des Herzens

- a: Tiefe Schicht der äußeren Schrägfasern, fast horizontal verlaufend
- b: Umbiegen der tiefen Faserschicht nach ventral ins Septum
- c: Fasern der tiefen Schicht oberhalb der Herzspitze. Fast horizontaler Verlauf

Diesem Verlauf schließen sich alle Fasern an, die am restlichen Anulus fibrosus sinister entspringen. Die am weitesten dorsal, kurz vor dem Sulcus interventricularis dorsalis, beginnenden Fasern verlaufen bis kurz oberhalb der Herzspitze fast vertikal über die Rückfläche der linken Kammer (Abb. 1, D<sub>1</sub>, d). Hier folgen sie den erstgenannten Faserzügen.

Vom rechten Anulus fibrosus entspringen nur dorsal Fasern, die steil über den Margo acutus zum Vortex absteigen. Die oberen zwei Drittel der Vorderfläche der rechten Kammer haben überhaupt keine Vertikalfasern (Abb. 1, D<sub>1</sub>, v).

Die äußeren Vertikalfasern bilden also nur eine dünne, lückenhafte Schicht.

## Äußere Schrägfasern

### 1. Oberflächliche Schicht

Unter der äußeren Vertikalschicht liegen Schrägfasern, die Robb and Robb als oberflächliche Bulbus- und Sinusspirale, Tandler als ventrale und dorsale Vortexfasern bezeichnen.





Abb. 4. Ansicht des linken Ventrikels vom Margo obtusus  
 a: Dachziegelartige Ursprünge der tiefen Schicht der äußeren Schrägfasern  
 b: Die gleichen Fasern in ihrem Verlauf oberhalb der Spitze

Die äußeren Schrägfasern umkreisen in einer von der Basis zur Spitze absteigenden Spirale die rechte und linke Herzkammer (Abb. 1, D<sub>2</sub>, Z). Ein Teil dieser Fasern hat seinen Ursprung am ventralen Umfang des Anulus fibrosus sinister. Von hier steigen die Fasern schräg über die ventrale Fläche des linken Ventrikels zum Margo obtusus ab (Abb. 1, D<sub>2</sub>, v), verlaufen horizontal über die Mitte der dorsalen Herzseite (Abb. 1, D<sub>2</sub>, d), nehmen an der Wandbildung im unteren Drittel der rechten Kammer teil und gelangen wieder auf die Ventralfläche der linken Kammer oberhalb der Herzspitze. Von hier biegen sie zum Margo obtusus um und münden dort in die Vortexspirale (Abb. 1, D<sub>2</sub>, Z).

Der zweite Hauptursprung dieser Schrägfasern findet sich am gesamten Anulus fibrosus dexter. Vom rechten Ostium venosum verlaufen sie spiralig absteigend zuerst über die ventrale Wand der rechten, dann der linken Kammer (Abb. 1, D<sub>2</sub>, v). Unterhalb der oben genannten Fasern biegen sie um den Margo obtusus und ziehen ebenfalls horizontal über die Facies diaphragmatica beider Herzkammern (Abb. 1, D<sub>2</sub>, d). Über den Margo acutus wenden sie sich dann zum Vortex (Abb. 1, D<sub>2</sub>, v, Z und Abb. 12).

## 2. Mittlere Schicht

Unter den oberflächlichen Fasern entspringen am gesamten Umfang des Anulus fibrosus sinister Fasern einer mittleren Schicht (Abb. 1, D<sub>3</sub>, d, Z und Abb. 2). Sie umkreisen leicht absteigend das obere Drittel der ventralen und dorsalen Wand des linken Ventrikels (Abb. 1, D<sub>3</sub>, d, Z und Abb. 2), verlaufen über den Sulcus interventricularis dorsalis annähernd horizontal auf die Rückseite der rechten Herzkammer, biegen um den Margo acutus und steigen über der Vorderwand der rechten Kammer auf (Abb. 2). Nahe dem Sulcus interventricularis ventralis verlaufen die Fasern steil aufwärts und ziehen im spitzen Winkel ins Septum (Abb. 2). Sie sind Wandfasern der rechten Herzkammer.

Das Fasersystem der mittleren Schicht der äußeren Schrägfasern entspricht etwa der tiefen Sinusspirale nach Robb and Robb.

## 3. Tiefe Schicht

Die tiefe Schicht der äußeren Schrägfasern (Abb. 1, D<sub>4</sub>, sd) gehört bereits zur Eigenmuskulatur der linken Herzkammer. Ihre Fasern entspringen am ventralen und lateralen Umfang des Anulus fibrosus sinister. Die Ursprünge überlagern sich dachziegelartig (Abb. 4a). In einer von der Basis zur Spitze verlaufenden Rechts-spirale umkreisen die Fasern zweimal die linke Kammer, um dann von ventral in die Vortextschleife einzumünden. An der Herzspitze und an der Basis sind die Spiralen flach (Abb. 3a, c und Abb. 4a, b),



Abb. 5. Mittelschichtfasern

im Bereich der mittleren Kammerwand und am Septum beträgt der Steigungswinkel etwa 45 Grad (Abb. 1, D<sub>4</sub>, sd und Abb. 2d).

Am Septum findet sich außerdem ein breites Muskelbündel, das vom Trigonum fibrosum dextrum entspringt (Abb. 1, D<sub>4</sub>, sd). Seine Fasern verlaufen fast vertikal zur Herzspitze. Dort vereinigt sich dieser „septale Vertikalzug“ (vgl. Mall und Tandler: Longitudinalzug) mit den übrigen Fasern dieser Schicht.

### Mittelschichtfasern

Unter der tiefen Schicht der äußeren Schrägfasern verlaufen Fibrillenzüge, die vom Trigonum fibrosum dextrum und sinistrum entspringen (Abb. 5, D, sd).

Sie bilden unterhalb der Basis eine flache Rechtsspirale (Abb. 5, D, sd, v, l). Am Übergang des Septums auf die vordere Ventrikelfläche teilen sich die Mittelschichtfasern (Abb. 5, D, Z und Abb. 12).

Die caudalen Fasern setzen die zur Spitze verlaufende Rechtsspirale unter einem größeren Steigungswinkel fort (Abb. 5, D, Z und Abb. 12). Nur einzelne Fasern erreichen die Herzspitze und biegen in die Vortexschleife ein. Die Masse der absteigenden Mittelschichtfasern taucht supraapical unter die zuletzt durchlaufene Spiraltour und wendet sich in einer Linksspirale zur Basis zurück (Abb. 5, D, sd, Z).

Die cranialen Muskelfasern ziehen von der erwähnten Teilungsstelle aus direkt zur Basis. Sie unterkreuzen ihre Ursprungsfasern und inserieren am lateralen Anulus fibrosus sinister (Abb. 5, D, v, Z). Nach Ursprung und Ansatz entsprechen diese Faserbündel der tiefen Bulbusspirale von Robb and Robb. Hier sollen diese Fasern als „basales Schleifensystem“ bezeichnet werden.

### Innenschichtfasern

#### 1. Äußere Lage

An der Basis läßt sich unter der Mittelschicht eine Faserstruktur darstellen, die dem „basalen Schleifensystem“ gleicht (Abb. 6, D<sub>1</sub>, v, Z).

Wir können sie trotzdem nicht zu diesem System rechnen, da diese Fasern als äußere Schicht ein Teil des Innensystems sind. Ein Teil der Fasern entspringt am Trigonum fibrosum dextrum,

verläuft unterhalb der Aortenwurzel horizontal zum Trigonum fibrosum sinistrum (Abb. 6,  $D_1$ , v, sd) und stellt Conusmuskulatur dar (nach Benninghoff Reste alter Bulbusmuskulatur).

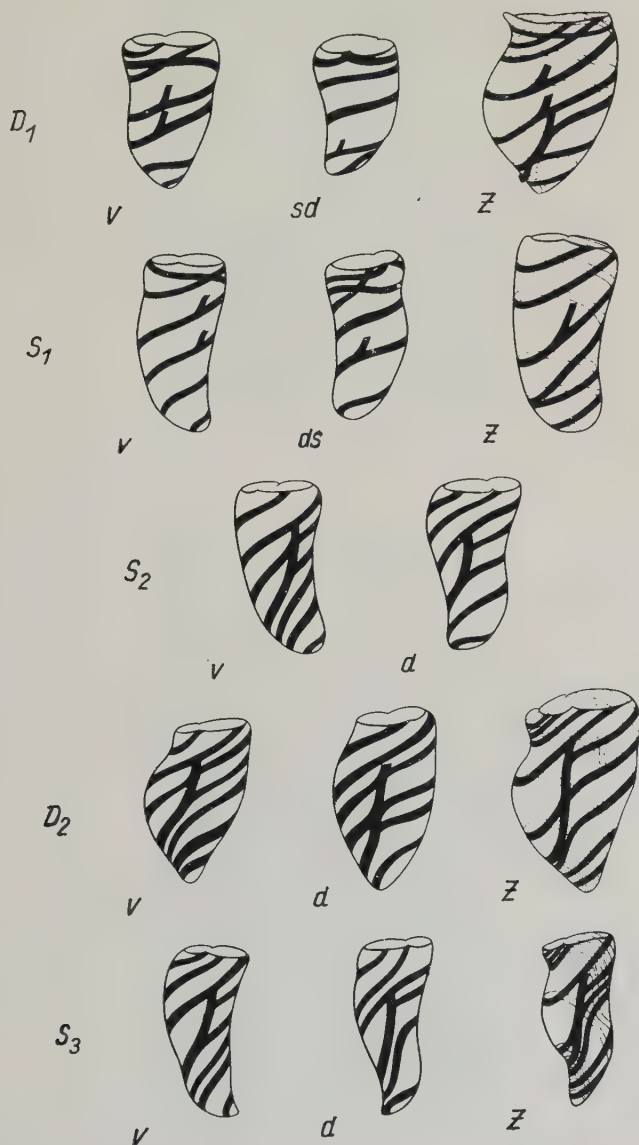


Abb. 6.  $D_1$  und  $S_1$ , oberflächliche Lage der Innenschichtfasern;  $S_2$ , mittlere Lage der Innenschichtfasern;  $D_2$  und  $S_3$ , tiefe Lage der Innenschichtfasern



Die Fasern der äußeren Schicht bilden eine mäßig steile Linkspirale (Abb. 6,  $D_1$ , v, Z und Abb. 13) und setzen die Faserbündel der Mittelschicht, die unter ihrer zuletzt durchlaufenen Spiraltour in eine Gegenspirale übergehen (Abb. 5. D. sd. Z), fort. Vortexfasern nehmen ebenfalls an der Bildung der äußeren Schicht des Innensystems teil. Außerdem existieren noch direkte Faserabspaltungen aus der Mittelschicht, da zahlreiche Anastomosen zwischen Mittelschicht und äußerer Lage der Innenschicht bestehen.

An der Basis inserieren alle Fasern am Gesamtumfang des Anulus fibrosus sinister. Für die Papillarmuskeln werden Faserbündel abgegeben, die als Wurzelfasern in den ventralen und dorsalen Papillarmuskel einstrahlen (Abb. 6,  $D_1$ , v, sd, Z).

## 2. Tiefe Lage

Die Fasern der tiefen Schicht des Innensystems umkreisen die linke Herzkammer in sehr steilen Linksspiralen von der Spitze zur Basis (Abb. 6,  $D_2$ , v, d, Z und Abb. 7; Abb. 8; Abb. 13). Sie

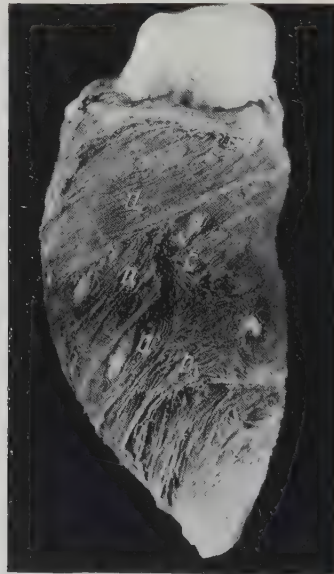


Abb. 7. Dorsolateralansicht des linken Ventrikels. Tiefe Innenschichtfasern  
 a: In den dorsalen Papillarmuskel einstrahlende Fasern  
 b: Beginn einer interpapillären Spirale. Weiterer Verlauf in Abb. 8d  
 c: Obere spitzwinklig umbiegende Wurzelfasern des dorsalen Papillarmuskels  
 d: Interpapilläre Spirale, Beginn in der Abb. 8b

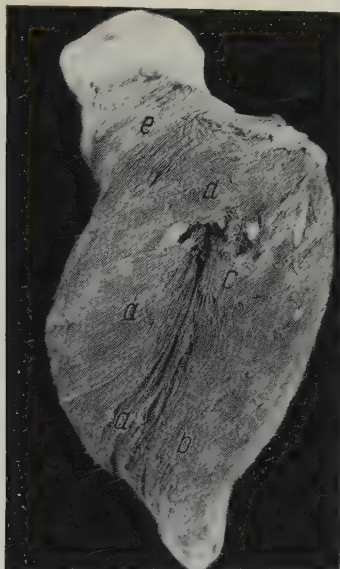


Abb. 8. Ventralansicht des linken Ventrikels. Tiefe Innenschichtfasern

- a: Wurzelfasern des ventralen Papillarmuskels
- b: Siehe Text der Abb. 7d
- c: Obere Wurzelfasern des ventralen Papillarmuskels
- d: Siehe Text der Abb. 7b
- e: Conusmuskulatur

haben ihren Ursprung im Schleifensystem des Vortex (Abb. 13). Starke Muskelbündel strahlen als untere Wurzelfasern fast senkrecht in den vorderen Papillarmuskel (Abb. 6,  $D_2$ , v und Abb. 8a; Abb. 13) ein und weniger steil verlaufend in den dorsalen Papillarmuskel (Abb. 7a). Die oberen Wurzelfasern biegen spitzwinklig in die Papillarmuskeln um (Abb. 6,  $D_2$ , Z und Abb. 7; Abb. 8; Abb. 13). Ein Teil der Faserzüge führt an den Papillarmuskeln vorbei direkt zur Basis (Abb. 7d und Abb. 8b; Abb. 7b und Abb. 8d). Alle Muskelfasern des tiefen Innensystems inserieren entweder direkt oder über die Chordae tendineae am Anulus fibrosus sinister und an den Trigona fibrosa.

### Der Faserverlauf in der Systole

#### Äußere Vertikalfasern

Die äußeren Vertikalfasern (Abb. 1,  $D_1$ , v, d) sind am systolischen Hammelherzen in das Gefüge der oberflächlichen Schicht der äußeren Schrägfasern aufgenommen.

## Äußere Schrägfasern

### 1. Oberflächliche Schicht

Die Spiralzüge der oberflächlichen Schicht haben am systolischen Herzen einen wesentlich steileren Verlauf als in der Diastole (Abb. 1, S<sub>1</sub>, v, d, Z und Abb. 9a).

Vergleichen wir die Abb. 1, D<sub>2</sub>, v, Z (diastolisches Herz) mit den Abb. 1, S<sub>1</sub>, v, Z des systolischen Herzens, so ist festzustellen, daß der Steigungswinkel der Spiralen über der vorderen Herzfläche zunimmt. Über der Facies diaphragmatica ist die Faserumstellung der oberflächlichen Spiralzüge am deutlichsten (Abb. 1, D<sub>2</sub>, d und Abb. 1, S<sub>1</sub>, d). Die Ursprünge der Schrägfasern am Anulus fibrosus sinister sind nach dorsal verschoben.

### 2. Mittlere Schicht

Die mittlere Schicht der äußeren Schrägfasern wurde am systolischen Herzen nicht dargestellt, da ihre Fasern fast ausschließlich zur Eigenmuskulatur der rechten Kammer gehören.

### 3. Tiefe Schicht

Die Spiralen der tiefen Schicht werden systolisch am Septum (Abb. 1, D<sub>4</sub>, sd und Abb. 1, S<sub>2</sub>, ds) flacher und nähern sich an der ventralen Kammerfläche der Horizontalen (Abb. 9d). Diastolisch bilden sie Spiralen mit einem Steigungswinkel von etwa 45 Grad (Abb. 2d). In der Systole stellen sich diese tiefen Schrägfasern in die Verlaufsrichtung der Mittelschichtfasern ein.

## Mittelschichtfasern

Die ausgeprägteste Umstellung erfahren die Fasern der Mittel- und Innenschicht.

Die rechts- und linksspiraligen Faseranteile des „basalen Schleifensystems“ verlaufen in der Systole steiler (Abb. 5, D, v und Abb. 5, S, v). Die Ansätze der Linksspiralen (Abb. 5, S, l) sind an der Basis nach dorsal verschoben. Durch diese Faserumstellung kommt es zu einer Verlagerung der Unterkreuzungsstelle von ventral nach hinten zum Margo obtusus (vgl. Abb. 5, D, v, Z und Abb. 5, S, v, l, Z).



Abb. 9. Ventrale Ansicht der linken Herzkammer

- a: Oberflächliche Schicht der äußeren Schrägfasern
- b: Ursprungsfasern der Mittelschicht
- c: Septaler Vertikalzug
- d: Tiefe Schicht der äußeren Schrägfasern
- e: Linksspiralen der Mittelschicht

Am diastolischen Herzen verlaufen über der Mitte der Kammer zunächst sehr flache Rechtsspiralen (fast Zirkulärfasern), die zur Herzspitze hin immer steiler werden (Abb. 5, D, v, Z). Die systolischen Umstellungen erfolgen derart, daß die flachen Rechtsspiralen zu Linksspiralen und die apicalen steileren Faserzüge zu Horizontalfasern werden (Abb. 5, S, v, l, Z). Diese Fasersysteme gleichen sich systolisch dem Verlauf des Innensystems an.

### Innenschichtfasern

#### 1. Äußere Lage

Die Steigungswinkel der Linksspiralen nehmen systolisch zu (vgl. Abb. 6, D<sub>1</sub>, v, sd, Z und Abb. 6, S<sub>1</sub>, v, ds, Z). Die Ansätze der Fasern sind an der Basis von ventral nach hinten verschoben. Die Überkreuzung der in der Diastole beschriebenen „basalen



Ringfasern“ ist dadurch (wie in der Mittelschicht) von ventral zum Margo obtusus verlagert (Abb. 6, D<sub>1</sub>, v und Abb. 6, S<sub>1</sub>, v).

## 2. Mittlere Lage

Die Innenschicht der linken Herzkammer ist systolisch wesentlich dicker. Wir unterscheiden deshalb im Gegensatz zum diastolischen Herzen noch eine dritte, mittlere Faserschicht.

Die Dickenzunahme ist nur so zu erklären, daß sich während der Systole die Fibrillenbündel, so wie beim Schließen eines geöffneten Fächers, übereinanderschieben.

Diese Fasern verlaufen steiler als die Fasern der oberflächlichen Schicht (Abb. 6, S<sub>2</sub>, v, d). Die Einstrahlungen in den vorderen Papillarmuskel sind mit der systolischen Umstellung derselben nach dorsal in Richtung auf die hintere Papillarmuskelgruppe verschoben (Abb. 6, D<sub>1</sub>, v und Abb. 6, S<sub>2</sub>, v).



Abb. 10. Ansicht der linken Herzkammer vom Margo obtusus.  
Tiefe Fasern der systolischen Innenschicht

- a: Einstrahlungen in den ventralen Papillarmuskel
- b: Fasereinstrahlungen in den dorsalen Papillarmuskel
- c: Vorterschleifen

### 3. Tiefe Lage

Auch in der tiefen Innenschicht werden die Fasern steiler, fast vertikal gestellt (vgl. Abb. 6, D<sub>2</sub>, v, d und Abb. 6, S<sub>3</sub>, v, d; Abb. 10; Abb. 11). Die Verwringung ist auf Abb. 10 und 11 besonders eindrucksvoll. Die Papillarmuskeln haben sich wie zwei ineinandergelegte Hände verschränkt (die linke Hand entspricht in diesem Vergleich der ventralen Papillarmuskelgruppe, die rechte Hand der dorsalen).

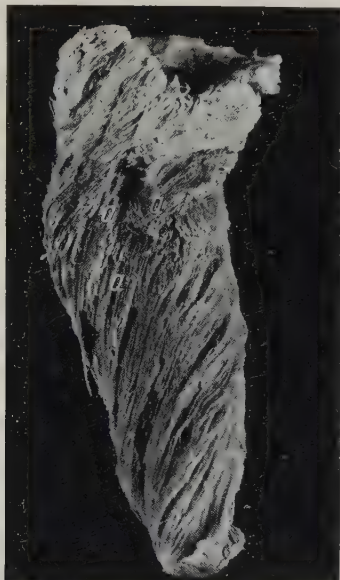


Abb. 11. Dorsolateralansicht des linken Ventrikels.

Tiefe Schicht des systolischen Innensystems

a: Fasereinstrahlungen in den dorsalen Papillarmuskel

## Kapitel 2

### Ergebnisse und Diskussion

#### Das Strukturbild im ganzen

Unsere Faserpräparation hat ergeben, daß der Myocardmantel der linken Herzkammer aus rechts- und linksgewundenen Muskelspiralen aufgebaut ist (Abb. 12, Abb. 13). Sie entspringen und enden alle am bindegewebigen Herzskelett. Ihrem Verlauf nach unterscheiden wir:

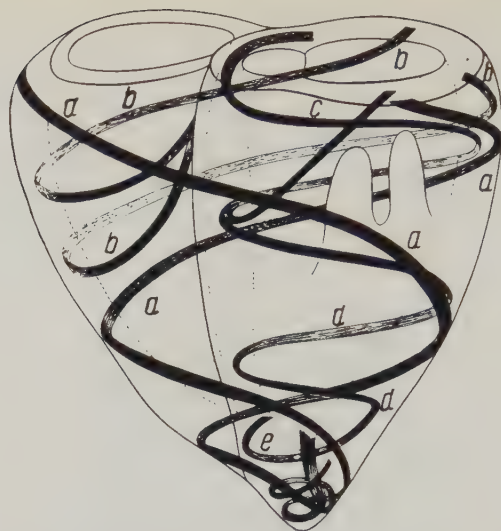


Abb. 12. Schematische Darstellung des Faserverlaufs der äußeren und mittleren Schicht der Muskulatur in der linken Herzkammer. Ansicht von ventral

a: Äußere Schrägfasern

b: Mittlere Schicht der äußeren Schrägfasern

c: Ventrale Überkreuzung der Spiralfasern des basalen Schleifensystems der Mittelschicht

d: Rechtsspiralen der Mittelschicht

e: Linksspiralig aufsteigende Fasern aus der Mittelschicht

### Äußere Vertikalfasern.

die als Steilspiralen über beide Kammern zum Vortex ziehen.

### Äußere Schrägfasern;

ihre oberflächlichen Züge umfassen in flacheren Spiralen ebenfalls beide Ventrikel (Abb. 12a) und tauchen dann in den Vortex ein. Die mittleren Lagen bilden im wesentlichen Eigenmuskulatur der rechten Herzkammer (Abb. 12b). Die tieferen gehören der linken Kammer allein an.

### Die Mittelschichtfasern

sind Eigenmuskulatur der linken Kammer und bilden an der Basis ein flaches Schleifensystem (Abb. 12c). In einer oberflächlichen Rechtsspirale (Abb. 12d) wenden sie sich spitzenwärts, um in einer tieferen Linksspirale wieder zur Basis zurückzukehren (Abb. 12e).

### Die Innenschichtfasern

ziehen in steilen Linksspiralen oberflächlich als Fortsetzung der umkehrenden Mittelschichtfasern und der Vortexfasern zur Basis

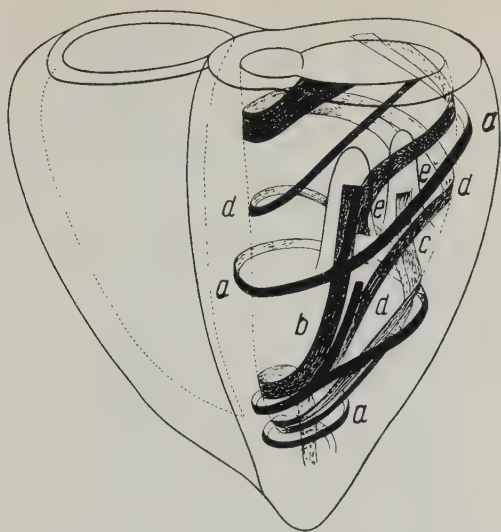


Abb. 13. Schematische Darstellung des Faserverlaufs in der Innenschicht der Muskulatur der linken Herzkammer

- a: Äußere Spiralfasern der Innenschicht mit Abzweigung in den ventralen Papillarmuskel  
 b: Tiefe Fasern der Innenschicht mit Wurzelfasern für die ventrale Papillarmuskelgruppe  
 c: Tiefe Fasern der Innenschicht mit Wurzelfasern für die dorsale Papillarmuskelgruppe  
 d: Interpapilläre Spiralzüge der tiefen Innenschicht  
 e: Obere Wurzelfasern der Papillarmuskeln, die spitzwinklig in diesen enden

(Abb. 13a). Sie geben dabei Wurzelfasern für die vordere Papillarmuskelgruppe ab. Tiefere Züge dieser Schicht kommen allein aus dem Vortex und bilden die Hauptmasse der Wurzelfasern für beide Papillarmuskelgruppen (Abb. 13b, c).

Zwischen allen Faserschichten existieren Verbindungen. Die stärksten finden wir zwischen den Fasern der Mittelschicht und den äußeren aufsteigenden Innenschichtfasern.

Dieser Befund wurde sowohl am diastolischen Herzen wie am systolischen erhoben.

### Strukturvergleich in Systole und Diastole

Aus dem Vergleich der systolischen mit der diastolischen Faserstruktur geht hervor, daß alle Fasern innerhalb der einzelnen Schichten während der Funktion Verlaufsänderungen erfahren. Die größte Umstellung erfolgt bei den aufsteigenden Fasern der Innenschicht und bei den Mittelschichtfasern.

Die äußeren Vertikal- und Schrägfasern stellen sich systolisch steiler (Abb. 1,  $S_1$ , v, d), ihre Ansätze am linken Anulus fibrosus



sind dabei nach dorsal verschoben. Die tiefe Schicht der äußeren Schrägfasern verläuft systolisch flacher (Abb. 9d).

Auch die Mittelschichtfasern werden systolisch über der vorderen unteren Kammerwand zu Horizontalfasern. Im oberen vorderen Kammerabschnitt werden sie in das basale Schleifensystem aufgenommen (Abb. 5, S, v).

Die Fasern des Innensystems bilden diastolisch zwei Schichten. Am systolischen Herzen haben sie sich wie ein Fächer übereinandergeschoben, so daß man nun drei Schichten darstellen kann. Die oberflächlichen Fasern dieser Schicht werden nur steiler gestellt (Abb. 15). Am stärksten weicht das systolische Faserbild vom diastolischen in der tiefen Innenschicht ab (Abb. 14 und 15). Während am diastolischen Herzen lediglich die Wurzelfasern der Papillarmuskeln in einer steilen Spirale aus dem Vortex aufsteigen und alle anderen Fibrillenbündel unter einem Winkel von etwa 45 Grad zur Basis verlaufen, beträgt der Steigungswinkel der gleichen



Abb. 14. Lateralansicht der linken Herzkammer.

Tiefe Fasern der diastolischen Innenschicht

a: Fasereinstrahlungen in den ventralen Papillarmuskel

b: Fasereinstrahlungen in den dorsalen Papillarmuskel



Abb. 15. Lateralansicht der linken Herzkammer  
Tiefe Fasern der systolischen Innenschicht

a: Wurzelfasern der ventralen Papillarmuskelgruppe

b: Wurzelfasern der dorsalen Papillarmuskelgruppe

Spiralfasern systolisch etwa 80 Grad. Im oberen Abschnitt des Septums können wir diastolisch einen Winkel von 20 Grad und systolisch einen Steigungswinkel von 40 Grad messen.

Die aus dem Vortex aufsteigenden Fasern drehen sich systolisch über der Herzspitze nach dorsal (Abb. 15). Ihre Ansätze am Anulus fibrosus sinister sind nach hinten verschoben (Linksdrall).

Systolisch ist der interpapilläre Raum auf ein Viertel des diastolischen Lumens verschmälert. In der systolischen Kammer stehen die Papillarmuskeln dicht nebeneinander (Abb. 16).

Diese systolische Verwringung der Fasern des Innensystems beschränkt sich jedoch auf den Wandbereich der Einströmungsbahn (Abb. 15 und 13).

### Diskussion

Unsere Untersuchungen bestätigen, daß alle Muskelfasern vom Bindegewebsgerüst des Herzens direkt oder indirekt entspringen und auch dort ansetzen. Lower (1669), MacCallum (1900),



Abb. 16. Menschliches Herz in Systole fixiert. Ventraler (a) und dorsaler (b) Papillarmuskel liegen dicht nebeneinander. Die Einströmungsbahn ist verschlossen

Robb and Robb (1941) und Benninghoff (1948) sind der gleichen Ansicht.

Krehl vertritt die Auffassung, daß die linke Kammer zwischen den äußeren Schrägfasern und den Innenschichtfasern einen Muskelkegel besitzt, der in keiner Beziehung zum Herzskelett steht. Nach seiner Meinung handelt es sich hier um eine völlig isolierte Muskelschicht. Nach den Angaben der oben genannten Autoren und nach den eigenen Ergebnissen trifft diese Feststellung jedoch nicht zu.

MacCallum und Tandler äußern die Ansicht, daß sich die Muskulatur der Ventrikel wie eine Spirale aufrollen läßt, wobei die Fasern am Sehnenring der einen Kammer entspringen und am Sehnenring der anderen enden. Dann würden alle Fasern von einem Ventrikel durch das Septum zum anderen verlaufen.

Es muß aber einschränkend erwähnt werden, daß Mac Callum seine Strukturuntersuchungen am embryonalen bzw. an Jungtier-

herzen durchgeführt hat. Bei älteren Tieren sei es ihm, wie er selbst schreibt, nicht mehr gelungen, die Fasern von Ventrikel zu Ventrikel durch das Septum zu verfolgen.

Wir können die Befunde MacCallums und Tandlers am ausgewachsenen Herzen nicht bestätigen. Statt dessen haben wir festgestellt, daß nur die Muskelfasern der äußeren Schrägschicht beiden Kammern angehören. Die tieferen Muskelzüge aber sind Eigenmuskulatur der linken Kammer (Abb. 12 und 13).

Nach unseren Ergebnissen verlaufen alle Muskelfasern über der linken Herzkammer in Gegenspiralen von der Basis zur Spitze und wieder zurück. Horizontale Faserzüge haben wir im wesentlichen nur im Septum gefunden (Abb. 12 und 13; Abb. 20). Krehl und Albrecht aber beschreiben Zirkulärfasern um die ganze linke Herzkammer herum.

Der Auffassung Ludwigs und Malls, daß die Muskelfasern Achtertouren darstellen, können wir uns dagegen anschließen. In der Auffassung der oberflächlichen Schicht der äußeren Schrägfaser besteht Übereinstimmung mit Mall und MacCallum. Die mittlere Schicht der äußeren Schrägfaser entspricht der tiefen Sinusspirale von Mall und Robb and Robb. Da die Fasern der tiefen Schicht der äußeren Schrägfaser ebenfalls die gleichen Ursprünge haben wie die oben angeführten Faserzüge und auch in den Vortex einmünden, haben wir sie zu den äußeren Schrägfaser gerechnet. Andere Autoren (Winkler und Tandler) haben sie wohl der Mittelschicht zugerechnet. Die Ablenkung der oberen Wurzelfasern der Papillarmuskeln aus der Wandmuskulatur der Einströmungsbahn wurde von früheren Autoren nicht beschrieben (Abb. 13e).

Der Vortex wird aus zwei Faserschleifen mit gegengerichteter Spiralwindung gebildet. Winkler bezeichnet sie als „Digitationes“. Sein Befund deckt sich mit unseren Ergebnissen. Funktionell ist diese gegenseitige Verschraubung durchaus verständlich. Bei der Entfaltung der Austreibungsbahn würde sonst ständig die Gefahr einer akuten Herzdilatation bestehen. Im Gegensatz zu Mall und Robb and Robb konnten wir keine Übergänge der Mittelschichtfasern auf die rechte Herzkammer feststellen (Abb. 12).

Während frühere Strukturuntersuchungen nicht zu einer klaren Vorstellung funktioneller Struktureinheiten (Systeme) geführt haben, lassen unsere Befunde klare Beziehungen zu funktionellen



Vorgängen erkennen, die wir an Hand von Zeitlupenfilmen (Puff, 1959) und Laevogrammanalysen (Klümper, 1959) auch weiter bestätigen konnten.

Wir müssen schließlich Benninghoff zustimmen, daß während der Systole eine Verschiebung und Verformung innerhalb des Muskelsystems stattfindet.

### Funktionelle Ergebnisse

Krehl und Albrecht glauben, daß die systolischen Verformungen im wesentlichen durch die Zirkulärfasern der Mittelschicht (Krehlsches Triebwerk) bedingt sind. Dieser Vorstellung schließt sich auch Winkler (sog. Hauptmuskulatur) und Robb and Robb (tiefe Sinusspirale) an. Benninghoff hat die Vorstellung, daß Quer- und Längskontraktion einander folgen. Er beschreibt zwei Muskelzüge, die um die Aorta entspringen und die Einstromungsbahn an die Austreibungsbahn heranziehen. Tandler hat die gleiche Ansicht. Nach Krehl ist ein vollständiger Verschluß der Atrioventrikularklappen nur dann möglich, wenn basale Ringfasern das Ostium stark einengen.

Die Verformung des linken Ventrikels in der Systole geschieht durch die mittleren und inneren Faserschichten. In der Wand der Einstromungsbahn verwringen sich die aus den Vortexfasern aufsteigenden Spiralzüge systolisch von ventral über den Margo obtusus nach dorsal (Abb. 15); dabei wird die Wand der Einstromungsbahn stark verengt. Die aus diesem System in den vorderen Papillarmuskel abgelenkten oberen Wurzelfasern ziehen gleichzeitig den ventralen Papillarmuskel an den dorsalen. Die Papillarmuskeln stehen jetzt dicht nebeneinander unterhalb des Mitralostiums (Abb. 16). Damit wird die Einstromungsbahn völlig verschlossen. Ihre Lichtung ist geschwunden (Abb. 21).

Durch die Kontraktion der Fasern der Einstromungsbahn und die dabei erfolgende Blutverschiebung in die Austreibungsbahn werden dann die aufsteigenden Vortexfasern im Bereich der apicalen Austreibungsbahn auseinandergezogen und entfaltet.

Die Entfaltung dieses Kammerabschnittes, die zeitlich mit der Kontraktion der Einstromungsbahn parallel geht, konnte Puff (1959) im Hochfrequenzzeitlupenfilm nachweisen.

Das „basale Schleifensystem“ der Mittelschicht (Abb. 12c) verengt zu Beginn der Systole das Ostium atrioventriculare sinistrum



Abb. 17. Systolische linke Herzkammer

a: Tiefe Fasern der äußeren Schrägschicht

b: Horizontalfasern der Mittelschicht



Abb. 18. Systolische linke Herzkammer. Linksspiralen der tiefen Innenschicht

und den Raum unterhalb der Aortenklappen. Da es sich um Ringfasern handelt, kann es zu keinem vollständigen Verschluß des Lumens kommen. Die subaortale Kammerwand wird somit vor Beginn der Austreibungsphase gewissermaßen fixiert, da die basalen Schleifensysteme auch das Aortenostium umlaufen.

Der subaortale Recessus ist damit geschwunden, und die Austreibungsbahn ist in ein zylindrisches Rohr verwandelt.

Die Wand der Austreibungsbahn wird im wesentlichen von der Muskulatur des Ventrikelseptums gebildet. Hier lassen sich dem Verlauf nach drei Muskelschichten unterscheiden:

1. Tiefe Fasern der äußeren Schrägschicht (Abb. 17a),
2. Horizontalfasern der Mittelschicht (Abb. 17b),
3. Fasern der Innenschicht (Abb. 18 und 19).



Abb. 19. Diastolische linke Herzkammer. Tiefe Fasern der Innenschicht

Die jeweils außen und innen den Fasern der Mittelschicht anliegenden Fibrillenbündel verlaufen im Septum fast horizontal. Sie bilden das Triebwerk der Austreibungsbahn. Ihre Fasern verwringen sich nicht (Abb. 18 und 20). Sie schnüren die Austreibungs-

bahn konzentrisch ein und werden dabei von den steilen Spiralen des Innensystems der Einströmungsbahn unterstützt, die sich systolisch noch steiler stellen und durch Überschiebung und durch ihre Kontraktionsverdickung mithelfen, das Lumen der Austreibungsbahn einzuengen. Die Austreibung wird durch eine konzentrische Kontraktion der zylindrischen Ausflußbahn abgeschlossen, die von der Herzspitze zur Basis hin fortschreitet.

Am Ende der Austreibungsphase erschlaffen zuerst die interpapillären und apicalen Kammeranteile der Einströmungsbahn, wobei es zu einer Vorwölbung und Entfaltung des interpapillären Raumes kommt (Puff, 1959). Der ventrale Papillarmuskel bewegt sich in seine Ausgangsstellung zurück. Die Fasern der Austreibungsbahn (Abb. 13a), welche in den Papillarmuskel einstrahlen, ziehen bei ihrer Kontraktion die bereits wieder erschlaffte ventrale Papillarmuskelgruppe ventralwärts in Richtung auf den Sulcus interventricularis. Dabei werden gleichzeitig durch den Rückstrom des Restblutes die basalen Züge wieder entfaltet und der suprapapilläre Raum weitergestellt.

Innerhalb des einen Myocardmantels der linken Herzkammer existieren also zwei strukturmäßig und funktionell verschiedene



Abb. 20. Schematische Darstellung des Faserverlaufs in der Wand der Einströmungsbahn (schwarz) und der Austreibungsbahn (hell) der linken Herzkammer



Teilsysteme (Abb. 20). Die Kammerwandung der Einströmungsbahn weist fast nur Schrägfasern, die Kammerwand der Austreibungsbahn hauptsächlich Horizontalfasern auf.

Bei ihrer Kontraktion verwringen sich die Muskelzüge der Einströmungsbahn und führen zusammen mit der Verlagerung der Papillarmuskeln zunächst zum Verschluß der Einströmungsbahn (Abb. 16).

Die Fasern der Austreibungsbahn dagegen schnüren danach konzentrisch das Lumen der Austreibungsbahn ein, ohne es jedoch vollständig verschließen zu können (Restblut).

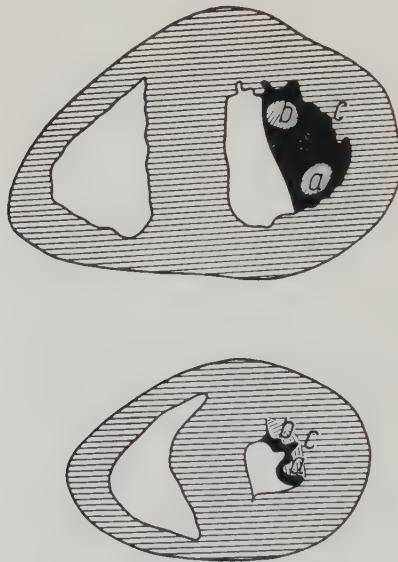


Abb. 21. Querschnitt durch ein diastolisches und systolisches Herz. Die Papillarmuskelgruppen verschließen in der Systole zusammen mit dem Wandrezessus die Einströmungsbahn

- a: Ventrale Papillarmuskelgruppe
- b: Dorsale Papillarmuskelgruppe
- c: Wandrezessus der EB

### Zusammenfassung

Die Aufgabe der vorliegenden Arbeit war die Untersuchung der Faserstruktur der linken Herzkammer im Hinblick auf eine funktionelle Analyse ihres Kontraktionsablaufes.

Einströmungsbahn und Austreibungsbahn müssen in zeitlicher Folge nach einem bestimmten Funktionsplan zusammenarbeiten. Nach den vorausgegangenen Ergebnissen der Laevogrammuntersuchungen (Klümper, 1959) beginnt die systolische Kontraktion in der Einströmungsbahn und führt nacheinander zu folgenden Vorgängen in der Wand der linken Herzkammer:

1. Die steilen Faserzüge der Innenschicht verschrauben sich von ventral nach dorsal (Linksdrall des Herzens). Die Mittelschichtfasern im Bereich der Einströmungsbahn werden systolisch ebenfalls steiler gestellt, gleichen sich dem Verlauf der Innenschicht an und unterstützen die systolische Arbeit der Innenschicht. Der ventrale Papillarmuskel wird im Verlauf der Kontraktion des Innensystems an den dorsalen Papillarmuskel herangezogen, so daß beide Papillarmuskeln unterhalb der Mitralklappen dicht beieinanderstehen und die Einströmungsbahn vollständig verschließen. Sie bilden die laterale Wand der Austreibungsbahn (Abb. 16).

2. Die Blutverschiebung infolge der Kontraktion der Einströmungsbahn hat nun zur Entfaltung der Austreibungsbahn geführt.

3. Die Kontraktion des „basalen Schleifensystems“ schließt den subaortalen anterioren Recessus, so daß die Austreibungsbahn in ein zylindrisches Rohr verwandelt wird.

4. Die horizontal verlaufenden Fasern in der Wand der Austreibungsbahn führen zu ihrer konzentrischen Einschnürung, die von der Spitze zur Basis hin abläuft (Austreibungsphase). Sie werden von den bereits verschraubten Schrägspiralen der Innenschicht in ihrer Wirkung unterstützt. Die Fasern der Innenschicht schieben sich fächerförmig zusammen, dabei verdickt sich die Wand.

5. Die diastolische Erschlaffung der linken Herzkammer erfolgt in der gleichen Reihenfolge. Die Einströmungsbahn erschlafft früher als die Austreibungsbahn. Die noch kontrahierten Fasern der Austreibungsbahn, welche in den vorderen Papillarmuskel einstrahlen, ziehen die ventrale Papillarmuskelgruppe nach ventral und eröffnen dadurch den interpapillären Raum, der gleichzeitig durch den Rückstrom des Restblutes entfaltet wird.

### Schrifttum

Ausführliche Literaturhinweise finden sich bei Tandler (1913) und Puff (1959).

- Albrecht, E.: Der Herzmuskel und seine Bedeutung für Physiologie, Pathologie und Klinik des Herzens. Julius Springer Verlag, Berlin 1903.
- Benninghoff, A.: *Morphol. Jahrb.* **67** (1931) 262–317.
- *Ärztliche Forschung*, 2. Jahrg., **1/2** (1948) 27.
- *Lehrbuch der Anatomie des Menschen*. Urban-Schwarzenberg, Berlin-München 1953.
- Bourguery: *Du Coeur*. Anatomischer Atlas, Paris 1835.
- Brandt, W.: *Acta Anat.* **18** (1953) 202–207.
- *Verh. d. Anat. Gesellsch.* **19** (1953/54).
- Feneis, H.: Das Gefüge des Herzmuskels bei Systole und Diastole. *Morphol. Jahrb.* **89** (1944).
- Gerdy: *Zit. b. Tandler* (1913).
- Gregg, D. E.: *Corronary Circulation in Health and Disease*. Henry Kimpton, London 1950, 21–23.
- Henle: *Handbuch der Anatomie des Menschen*, 3. Vieweg u. Sohn, Braunschweig 1866.
- Hollstein, L.: *Anatomie des Menschen*. E. H. Schröder, Berlin 1873, 752.
- Hort, W.: Untersuchungen über die Muskelfaserdehnung und das Gefüge des Myokards in der rechten Herzkammerwand des Meerschweinchens. *Virch. Arch.* **329** (1957) 694–731.
- Hyrtl, J.: *Lehrbuch der Anatomie des Menschen*. W. Braumüller, Wien 1878, 958.
- Klümper, A.: 2. Mitteilung: „Verformung der Innenräume der linken Kammer (Laevogramme)“. Unveröffentlicht.
- Koch, W.: *Funktioneller Bau des menschlichen Herzens*. Urban u. Schwarzenberg, Berlin-Wien 1922.
- Krehl, L.: Beiträge zur Kenntnis der Füllung und Entleerung des Herzens. *Abh. d. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaften* **29** (1891) 341–358.
- Lower, R.: Struktur der Herzwände. *Zit. b. Tandler* (1913).
- Ludwig, C.: Über den Bau und die Bewegungen der Ventrikel. *Zschr. f. ration. Medizin* **7** (1849) 197 und folgende.
- MacCallum, J. B.: On the muscular architecture and growth of the ventricles of the heart. *John Hopkins Hosp. Rep.* **9** (1900).
- Mall, F. P.: On the musculare architecture of the ventricles of the human heart. *Am. Journ. of Anat.* **11** (1911).
- Papilian, V.: La Disposition Anatomico-Functionelle Du Systeme Trabeculaire Du Coeur. *Annales D'Anatomie Pathologique et D'Anatomie Normale Medico Chirurgicale Tome*. Masson u. Cie (1947).
- Puff, A.: Über die Verformung der Herzkammerbasis beim Menschen unter der Function. *Morphol. Jahrb.* **95** (1955) 3–4.
- Systemumstellung und Kontraktionsvorgänge an der Herzmuskulatur. *Verh. d. Anat. Gesellsch.* 1958.
- *Der funktionelle Bau der Herzkammern*. Thieme, Stuttgart 1959.

- Robb, J. S., and R. C. Robb: The normal Heart, Anatomy and Physiology of the Structural Units. Amer. Heart. J. (1941) 455—465.
- Steno: De musculis et glandulis. Zit. b. Tandler (1913).
- Tandler, J.: Anatomie des Herzens. Hdb. d. Anat. d. Menschen v. Bardeleben, 3. Fischer, Jena 1913, 177—182.
- Lehrbuch der systematischen Anatomie, 3, Gefäßsystem. F. C. W. Vogel, Leipzig 1926, 56—75.
- Vesal, A.: De corporis humani fabrica. Zit. b. Tandler (1913).
- Winkler, F. N.: Beiträge zur Kenntnis der Herzmuskulatur. Zit b. Tandler (1913).
- Winslow: Fabrica del corpo umano. Venezia (1747).
- Wolff, C. F.: Acta Acad. scient. Petropol (1781). Zit. b. Tandler (1913).

Armin Klümper  
Anatomisches Institut  
Freiburg i. Br., Albertstr. 17



Verantwortlich für die Schriftleitung: Prof. Dr. Günther Hertwig, Halle (Saale),  
Große Steinstraße 51 — Verlag: Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.-G.,  
Leipzig C 1, Sternwartenstraße 8, Fernruf 2 78 36  
Lizenz-Nr. 5045 des Ministeriums für Kultur der Deutschen Demokratischen Republik  
Herstellung: III-9-5 VEB Landesdruckerei Sachsen, Dresden A 1 1688

# **Metrische Untersuchungen zum pränatalen Wachstum der inneren Lungenoberfläche beim Menschen**

## **Zugleich ein Beitrag zur Histogenese des Alveolarepithels**

Von

**G. Neuhäuser**

Mit 16 Abbildungen und 2 Tabellen

(Eingegangen am 1. September 1959)

### **Inhalt**

Einleitung und Problemstellung .....	177
Material und Methode .....	179
a) Untersuchungen an menschlichen Embryonen und Neugeborenen ..	179
b) Dehnung der Lungen im Dondersschen Unterdruckraum .....	180
c) Technik der Oberflächenmessung .....	180
d) Bemerkungen zum Schrumpfen des Lungengewebes .....	183
Befunde .....	184
1. Oberflächenmessungen .....	184
a) Meßergebnisse an ungedehnten Lungen menschlicher Embryonen und Neugeborenen .....	184
b) Meßergebnisse an gedehnten Lungen menschlicher Embryonen und Frühgeborenen .....	188
2. Histologische Befunde .....	192
Diskussion und Literaturbesprechung .....	199
1. Zur Oberflächenmessung .....	199
2. Zu den histologischen Befunden .....	207
Zusammenfassung .....	215
Schrifttum .....	216

### **Einleitung und Problemstellung**

Nachdem Malpighi (1661) die Grundidee von der Lunge formuliert hatte, daß sie nämlich „nichts als die Ausbreitung der Luftröhre sei“, und als erster die Bezeichnung Lungenbläschen (alveoli) gebraucht hatte, erfüllte die folgenden Jahrhunderte der Streit, ob

die Lunge nun einen schwammigen oder einen blasigen Bau habe. Erst Reißer (1882) konnte mit dem Nachweis, daß die Lungen- gänge mit Blindsäcken endigten, die Malpighische Anschauung von den Ampullenendigungen mit ihren kommunizierenden Luft- zellen widerlegen. Er bezeichnete als „Luftzellchen“ die abgerunde- ten blinden Enden des Bronchialbaumes und gab an, daß sie wie die Bronchialröhren mit einer gewöhnlichen mukösen Membran aus- gekleidet seien.

Addison (1843) hat als erster von „Lungenepithel“ gesprochen und damit den Streit um den Feinbau der Lungenalveole eröffnet. Dieser Streit beherrschte dann mit den verschiedensten Theorien die erste Hälfte des 19. Jahrhunderts (s. bei Bremer, 1935). Köllikers klassische Lehre (1880) beendete zunächst die Aus- einandersetzungen, indem sie den Begriff des „respiratorischen Epithels“ klar definierte: Die Alveolenauskleidung werde einmal von kleinen, rundlichen, polygonalen, kernhaltigen Zellen von 7 bis 15  $\mu$  Durchmesser gebildet, die in den Maschen der Kapillaren liegen. Zum andern sollen größere unregelmäßig geformte, kernlose, ganz dünne Platten von 22 bis 45  $\mu$  Durchmesser auf den Kapillaren ausgebreitet sein.

In diese Zeit der Erforschung des respiratorischen Epithels fallen die ersten Versuche, die „innere Oberfläche“ der Lunge zu ermitteln (Aeby, 1880).

Die von Krogh (1929) allgemein gegebene Anregung, quanti- tative Anatomie zu treiben, um die Grundlagen für quantitative physiologische Untersuchungen zu schaffen, verdient besonders hinsichtlich der Lunge Beachtung. Sie stößt aber gerade hier auf besondere Schwierigkeiten. Die Lunge hat wohl eine „Eigenform“ (v. Hayek, 1940), wobei sie in ihrer Gesamtheit gleichmäßig ge- dehnt ist. Diese Eigenform ist aber den großen funktionellen Änderungen unterworfen, die für eine quantitativ-anatomische Be- trachtung so schwer faßbar sind.

Erst durch eine von Hennig (1956) mathematisch entwickelte Formel zur Bestimmung der Alveolenoberfläche ergaben sich neue Grundlagen für die quantitative Betrachtung der Lungenfunktion (s. Elze und Hennig, 1956) bzw. des Lungenwachstums (s. Dingler, 1958).

In der vorliegenden Arbeit wird zunächst der Versuch unter- nommen, das embryonale Wachstum der „inneren Oberfläche“ der

menschlichen Lunge erstmals quantitativ-zahlenmäßig in einer Verlaufskurve festzulegen. Es interessiert dabei auch das Verhalten der inneren Lungenoberfläche nach künstlicher Dehnung der Lunge im Unterdruckraum, insbesondere zur Zeit der Geburt.

In parallellaufenden histologischen Untersuchungen wird der Einfluß der Dehnung, der normal-physiologischen und der künstlichen im Unterdruckraum, auf das Alveolarepithel studiert. Daraus können sich Schlußfolgerungen auf dessen Histogenese und das Problem seiner pränatalen Umbildung ziehen lassen.

### Material und Methode

#### a) Untersuchungen an menschlichen Embryonen und Neugeborenen

Insgesamt kamen 43 menschliche Embryonen, Früh- und Neugeborene zur Untersuchung.

28 waren schon in toto mit Formol-Alkohol fixiert; die beiden kleinsten Stadien wurden in Bouinscher Flüssigkeit fixiert. Die Lungen dieser 30 Embryonen und Neugeborenen wurden aus dem Thorax entnommen, Bronchen und Gefäße am Hilus entfernt und die Präparate dann in üblicher Weise entwässert.

13 Präparate konnten von Aborten oder Frühgeburten frisch beschafft werden. Es handelte sich dabei um 10 Feten verschiedener Größe und um 3 Frühgeburten, die 20 Minuten, 4 und 12 Stunden gelebt hatten. Ihre Lungen wurden sorgfältig exentriert und eine Kanüle in die Trachea eingebunden. Im Dondersschen Unterdruckraum wurden die Organe dann maximal gedehnt und dabei mit Formol (1:4) fixiert. Bei 5 Präparaten wurde nur die rechte Lunge gedehnt, während die linke in ungedehntem bzw. kollabiertem Zustand fixiert wurde.

Das Volumen der Lungen wurde mit Hilfe des Archimedischen Prinzips bestimmt. (Unter „Lungenvolumen“ verstehe ich dabei mit Wetzel [1938] und Clemens [1955] immer das „anatomische Lungenvolumen“.) Die Lungen wurden also getrennt einmal in Luft, dann in 80%igem Alkohol gewogen. Das so ermittelte Gewicht der vom Körper verdrängten Flüssigkeit wurde mit dem Faktor 1,15 multipliziert, damit — entsprechend dem spezifischen Gewicht des 80%igen Alkohols — auf Wasser bezogen. Der ermittelte Wert entspricht dem anatomischen Lungenvolumen. Wie Vergleiche mit der Volumenbestimmung durch Wasserverdrängung



zeigten, gaben die Wägungen bei der Bestimmung des Auftriebes genauere Ergebnisse.

Die Präparate wurden nach der üblichen Technik histologisch weiterverarbeitet und in Paraffin eingebettet. Es wurde darauf geachtet, daß die Lungen jeweils gleich lang in den verschiedenen Flüssigkeiten blieben. So konnten dadurch keine individuellen Unterschiede entstehen (vgl. Hilber, 1943).

Schnittserien von 10  $\mu$  Dicke wurden jeweils aus der linken Lunge oben und unten sowie aus der rechten Lunge oben und unten, z. T. auch Mitte, entnommen, um möglichst gute Durchschnittswerte zu erzielen. Nach Azanfärbung kamen sie zur Auswertung.

Die ungedehnten Lungen der beiden kleinsten Stadien wurden in Serienschnitte von 10  $\mu$  Dicke zerlegt.

#### b) Dehnung der Lungen im Dondersschen Unterdruckraum

Dingler (1958) hat ausführlich die verschiedenen Methoden der Lungenfixierung erörtert. Dabei stellte sie fest, man könne die beste Fixierung und einen mit Sicherheit erreichbaren, gleichartigen Dehnungsgrad der Lunge bei ihrer Fixierung im Unterdruckraum (Donders, 1853; vgl. Altmann, 1955) erhalten (Technik s. bei Dingler).

Der physiologische Entfaltungsdruck muß allerdings aus verschiedenen Gründen überschritten werden (s. Dingler). Dies ist bei den embryonalen Lungen, wohl auch infolge ihres größeren Bindegewebsreichtums, besonders nötig. So bewirken ja auch die ersten Atemzüge normalerweise einen sehr starken Druckabfall innerhalb des Thorax bis auf — 50 mm Hg (Dawes, 1958). Es erscheinen daher die von uns gemessenen Drucke von — 80 bis — 90 mm Hg im Unterdruckraum nicht völlig unphysiologisch.

Trotzdem liegt die Grenze der Methodik in dieser Anwendung unphysiologisch hoher, nicht gleichmäßig dosierbarer Drucke zur Erreichung eines vergleichbaren Dehnungsgrades, nämlich des maximalen. Dieser läßt sich aber bei den meisten Lungen erreichen und kann damit auch die Grundlage für vergleichende Messungen abgeben (vgl. dag. Clemens, 1955).

#### c) Technik der Oberflächenmessung

Die Berechnung der „respiratorischen Oberfläche“, besser der Alveolenoberfläche, wird ermöglicht durch die von Hennig (1956)

entwickelte Formel. Sie wurde inzwischen schon von Elze und Hennig (1956) theoretisch diskutiert, von Kulenkampff (1957) und vor allem von Dingler (1958) praktisch angewandt.

Diese Formel ermöglicht bei bekanntem Volumen des Körpers Flächenmessungen, wenn die Flächenelemente die Bedingung regelloser Anordnung im Raum erfüllen. Dies ist bei der Lunge der Fall.

Der Körper vom Volumen  $V$  werde nun durch Gerade, die beliebig im Raum orientiert sind, in Teilabschnitten von der Gesamtlänge  $\Sigma l$  durchsetzt. Auf diesen Abschnitten liegen dann insgesamt  $\Sigma p$  Schnittpunkte mit den zu messenden Trennwänden (Alveolenwandungen) im Körperinneren. Für deren Flächenmaß gilt nach Hennig aber die exakte Beziehung:

$$0 = 2 \cdot V \cdot \frac{\Sigma p}{\Sigma l}.$$

Da die Lunge nun relativ sehr ausgedehnt ist, muß man an Stelle der Durchstoßgeraden endlich begrenzte Strecken von konstanter Länge  $l$  für die Zählungen benützen. Die Formel lautet dann, wenn die Strecke  $l$  im Mittel  $p_m$  Schnittpunkte erzielt:

$$0 = 2 \cdot V \cdot \frac{p_m}{l} \quad (\text{Formel 1}).$$

Zur Auszählung der am besten  $10 \mu$  dicken, gefärbten Schnitte wird das „Integrationsokular mit Platte II“ (Streckenteilung) der Carl-Zeiss-Werke benützt, wobei man bestrebt ist, wie schon bei den Mikrotomschnitten die Ausschnitte in möglichst verschiedenen Richtungen zu entnehmen.

Für die vorliegenden Untersuchungen wurden immer 15 Schnittbildflächen bei einer Vergrößerung von  $8 \times 16$  jeweils doppelt ausgezählt (vgl. Abb. 1). Dabei wurden die Schnittstrecken beliebig in der Bildebene orientiert. So erhielt ich das Mittel  $p_m$  der von den Strecken getroffenen Schnittpunkte und konnte es mit dem ermittelten Volumen  $V$  in die Formel 1 einsetzen. Die Gesamtlänge der Schnittstrecken ( $l$ ) betrug nach Ausmessen mit dem Okularmikrometer 0,340 cm und konnte dann als Konstante in die Formel übernommen werden.

Bei den beiden kleinsten Stadien wurde, um bei den geringen Ausmaßen der Organe eine ungenaue Volumenbestimmung zu umgehen, die Lunge als Ganzes vermessen, was nach Hennig (1958) folgendermaßen möglich ist:

Man benötigt hierzu ein ausgedehntes Gitter paralleler Linien, unter dem Mikroskop zu erreichen, indem man die Meßlinien des Okulars („Integrationsokular mit Platte I, oder II“ der Carl-Zeiss-Werke) mit der Verschiebvorrichtung des Kreuztisches fluchten läßt. Durch zusätzliches Querverstellen des Tisches läßt sich der gesamte Organquerschnitt mit einem

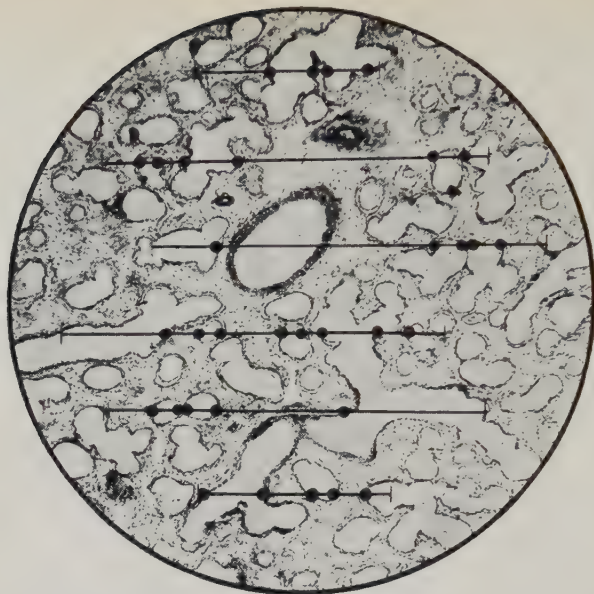


Abb. 1. Ausmessen einer embryonalen Lunge mit dem Integrationsokular (nach Hennigs Formel 1): 35 Schnittpunkte zwischen Meßstrecken und Organtrennwänden

gleichmäßigen Parallelgitter der Weite  $a$  überziehen und jeweils die Zahl der Schnittpunkte der Geraden mit den Organtrennwänden ermitteln.

Das Organ muß dazu in eine Serie von  $10\ \mu$  dicken Schnitten zerlegt werden. Es genügt dann aber, wenn wie in unserem Fall etwa 600 bis 700 Schnitte vorliegen, jeden 100. Schnitt nach der beschriebenen Methode auszuzählen. Dabei ist nach Hennig nur darauf zu achten, daß die Schnitte nicht parallel zu ebenen Begrenzungsflächen gelegt und Annäherungen an den Grenzfall tangierender Ebenen vermieden werden. Man beginnt also etwa mit dem 50. Schnitt, zählt dann den 150. aus usw. Sind die Körper für vollständige Schnittserien zu ausgedehnt, so ist dafür zu sorgen, daß die auszuzählenden Schnitte in gleichem und bekanntem Abstand  $h$  entnommen werden.

Durch die Liniengitter in allen Schnitten wird der Gesamtkörper von einer Raumschar von Geraden durchsetzt, deren jeder eine Bezugsfläche  $a \cdot h$  zugeordnet ist. Die in diesem Vorgehen implizite enthaltene angenäherte Volumenbestimmung durch eine bestimmte Anzahl Schnittflächen bekannten Abstandes ( $V \approx \Sigma F \cdot h$ ) kann den üblichen Volumenbestimmungen durchaus ebenbürtig sein. Der Quotient  $V/l$  der Formel 1 entspricht nämlich, wie die rechnerische Kontrolle Hennigs an der Kugel und dem regulären Tetraeder gezeigt hat, schon bei sechsfacher Unterteilung mit weniger als 1% Abweichung der Fläche  $a \cdot h$ , falls die oben genannten Bedingungen erfüllt sind.

Die Formel lautet also mit dieser Substitution:

$$0 = 2 \cdot p_m \cdot a \cdot h \text{ (Formel 2).}$$

Für meine Untersuchungen wurden die Schnitte wieder bei einer Vergrößerung von  $8 \times 16$  ausgezählt. Ich verwandte dazu das „Integrationsokular mit Platte I“ (die Unterteilungsstriche sind in diesem Fall nicht zu berücksichtigen) (Abb. s. bei Hennig [1958], Bild 15). Der Abstand  $a$  der Schnittgeraden wurde mit dem Okularmikrometer zu 0,1425 cm festgestellt, die Schnittpunktzahl bei 7 Schnitten ermittelt und als  $p_m$  in die Formel eingesetzt.  $h$  betrug ja bei einem Abstand von 100  $10 \mu$  dicken Schnitten 1 mm.

#### d) Bemerkungen zum Schrumpfen des Lungengewebes

Hennig gibt in der Gebrauchsanweisung zu seinen Integrationsokularen (Zeiss-Druckschrift 40—195) einen Korrekturfaktor an, der den Einfluß der Schrumpfung des Gewebes berücksichtigen soll: Wenn zwischen Volumenmessung und Einbetten eine gleichmäßig lineare Schrumpfung  $\varepsilon$  aller Gewebeteile erfolgt, dann ist in die Formel 1 die korrigierte Schnitzzahl  $p \cdot (1 - \varepsilon)$  bzw. in die Formel 2 statt  $p$  der Ausdruck  $p : (1 - \varepsilon)^2$  einzusetzen.

Kulenkampff (1957) fand bei seiner Messung einer erwachsenen Lunge in exakten Versuchen eine lineare Gesamtschrumpfung des Lungengewebes von 40 %.

In meinen Untersuchungen war es nun wegen der geringen Ausmaße der Präparate unmöglich, eine lineare Schrumpfung exakt festzulegen. Andererseits kam es ja hauptsächlich auf Vergleichswerte an, für die eine gleichbleibende Schrumpfung nicht von Bedeutung ist.

Auf Grund folgender Überlegungen können die Ergebnisse der Oberflächenmessungen aber doch dem wahren Wert nahekommen: Legt man der Oberflächenberechnung das Lungenvolumen in unfixiertem Zustand zugrunde und vermißt dann den geschrumpften histologischen Schnitt, so erhält man eine zu große Zahl ( $p_m$ ) von Schnittpunkten, damit einen zu großen Oberflächenwert. Man muß also den Schrumpfungsfaktor  $\varepsilon$  berücksichtigen. Würde man umgekehrt das durch Schrumpfung verkleinerte Lungenvolumen vor dem Einbetten messen und in die Formel einsetzen, so resultierte ein wesentlich kleinerer Oberflächenwert, als er der Wirklichkeit entspricht.

Nun bestimmte ich aber das Volumen etwa in der Mitte der histologischen Verarbeitungsreihe (80%iger Alkohol) bzw. als etwa die Hälfte der Schrumpfung erreicht war (vgl. Kulenkampff). Es ist deshalb unnötig, die Zahl der Schnittpunkte ( $p_m$ ) durch den Korrekturfaktor  $\varepsilon$  zu verkleinern. Die Korrektur besorgt schon der von mir eingesetzte niedrige Volumenwert. Damit dürfte die Oberflächengröße richtig errechnet sein. Die von mir ermittelten Volumenwerte sind aber im Vergleich zur frischen Lunge um einen gewissen Wert zu klein. Bei einigen Lungen ermittelte ich die Volumen-



schrumpfung und fand bis zum Einbetten einen Wert von etwa 25 bis 30 %. Ausführliche Untersuchungen zum Schrumpfen des Lungengewebes finden sich u. a. bei Short (1952) und Rahn (1953).

## Befunde

### 1. Oberflächenmessungen

Der Begriff „Oberfläche“ muß zunächst eindeutig definiert werden:

Von „respiratorischer Oberfläche“ dürfen wir nur bei der funktionstüchtigen Lunge sprechen. Wir verstehen darunter strenggenommen allein die respirierenden Wandabschnitte der Lunge, die von Kapillaren umspinnen sind und dem Gasaustausch dienen. Da sie für direkte Messungen nicht zugänglich sind, wird den Oberflächenberechnungen immer die „anatomische Alveolenoberfläche“ zugrunde gelegt. Sie umfaßt alle nicht mit bronchalem Epithel ausgekleideten Wandabschnitte der Lufträume bei der Funktionsform der Lunge. Man ist sich dabei bewußt, daß die Alveolen nur zu etwa  $\frac{1}{10}$  (v. Hayek, 1941) von Zellen ausgekleidet sind, während die übrige Oberfläche von den Kapillaren und auch vom Bindegewebe eingenommen wird. Bei den vorliegenden Untersuchungen wird nun die Lunge in ihrer genetischen Form betrachtet. Damit ist der Begriff „Oberfläche“ anders zu fassen: Wir betrachten hier die „innere Oberfläche“, schließen dabei aber die großen Bronchen aus. Sie sind wegen ihres hohen mehrreihigen Epithels, das z. T. auch schon Flimmerhaare trägt, oft auch durch ihr sternförmiges Lumen deutlich unterscheidbar. Bewußt dehnen wir die „innere Oberfläche“ jedoch auf die mit kubischem Epithel ausgekleideten terminalen Röhrenstrecken aus. Deren Wandungen erfassen wir neben den halbkugeligen Endabschnitten, den Anlagen der späteren Alveolen, bei der Auszählung nach der Hennigschen Methode.

#### a) Meßergebnisse an ungedehnten Lungen menschlicher Embryonen und Neugeborenen

In Tabelle 1 sind die Volumen- und Oberflächenwerte der untersuchten ungedehnten Lungen menschlicher Embryonen und Neugeborenen zusammengestellt.

Abb. 2 zeigt im Diagramm die Volumenwerte von rechter und linker Lunge des ungedehnten Untersuchungsgutes. Mit zunehmender Körperlänge des Feten ergibt sich ein kontinuierlicher Anstieg

Tabelle 1

Embryo, S-F- Länge (cm)	Lungenvolumen			Lungenoberfläche			Spez. Oberfl. (1/cm)
	rechts (cm <sup>3</sup> )	links (cm <sup>3</sup> )	gesamt (cm <sup>3</sup> )	rechts (cm <sup>2</sup> )	links (cm <sup>2</sup> )	gesamt (cm <sup>2</sup> )	
5,0				2,5	1,5	4,0	
5,5				2,6	1,9	4,5	
8,0	0,1	0,1	0,2	10,0	7,5	17,5	87
12,0	0,5	0,5	1,0	60,0	50,0	110,0	110
12,2	0,8	0,7	1,5	100,0	90,0	190,0	126
12,5	0,8	0,5	1,3	85,0	50,0	135,0	104
13,0	0,9	0,9	1,8	100,0	90,0	190,0	105
15,5	1,3	1,1	2,4	150,0	140,0	290,0	120
17,5	1,3	1,2	2,5	240,0	220,0	460,0	184
17,5	1,0	0,9	1,9	150,0	120,0	270,0	142
18,0	1,6	1,4	3,0	210,0	190,0	400,0	133
18,5	1,9	1,7	3,6	240,0	210,0	450,0	125
19,5	3,7	3,1	6,8	500,0	400,0	900,0	132
20,0	3,1	2,7	5,8	320,0	280,0	600,0	108
21,5	2,8	2,1	4,9	460,0	350,0	810,0	165
23,0	3,1	2,5	5,6	480,0	390,0	870,0	155
25,0	6,3	5,7	12,0	950,0	850,0	1800,0	150
26,0	7,0	5,0	12,0	1300,0	900,0	2200,0	183
26,5	6,6	5,2	11,8	1300,0	1000,0	2300,0	195
27,0	4,5	3,2	7,7	900,0	650,0	1550,0	201
30,5	8,5	7,4	15,9	1800,0	1550,0	3350,0	210
31,5	8,3	7,7	16,0	1650,0	1550,0	3200,0	200
33,0	8,5	7,2	15,7	1930,0	1620,0	3550,0	226
34,5	9,0	7,8	16,8	1800,0	1500,0	3300,0	202
37,0	16,1	12,1	28,2	3300,0	2400,0	5700,0	212
41,0	10,4	8,7	19,1	2300,0	1700,0	4000,0	209
50,0	17,7	11,3	29,0	4400,0	2800,0	7200,0	248
50,0	28,3	17,4	45,7	5700,0	3500,0	9200,0	201
50,0	31,2	24,0	55,2	8100,0	6200,0	14300,0	259
50,0	47,3	25,2	72,5	12800,0	6800,0	19600,0	267

des Lungenvolumens. Dabei liegt das Volumen der linken Lunge meist etwas niedriger als das der rechten; mit steigender Körperlänge vergrößert sich diese Differenz. Dieser Befund hängt mit der asymmetrischen Lage des Herzens im embryonalen Leben zusammen. Durch das Herz wird die linke Lunge wesentlich mehr eingengt und in ihrer Ausdehnung gehindert. Die rechte Lunge kann sich besser ausdehnen. Infolge der individuell verschiedenen großen Herzentwicklung, vor allem aber auch durch unterschiedliche Beschaffenheit des umgebenden Thoraxgerüsts ist auch die

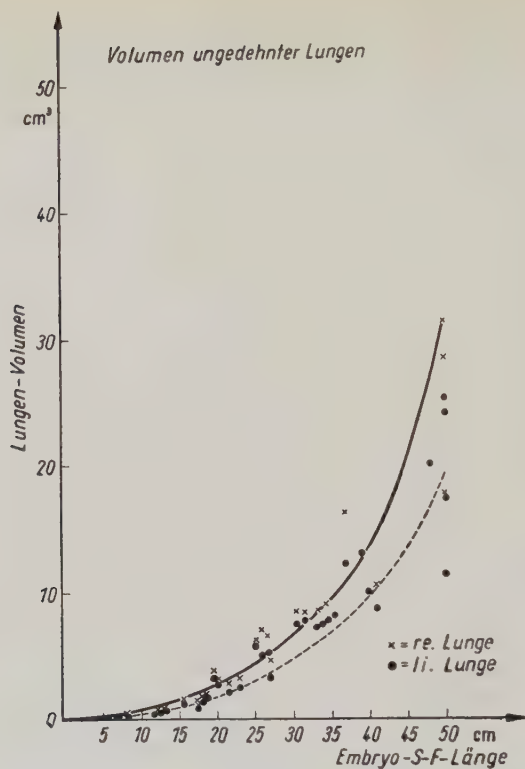


Abb. 2. Diagramm zu Tabelle 1: Volumenwerte ungedehnter embryonaler Lungen

relativ große Schwankungsbreite bei Embryonen gleicher Länge zu erklären.

Nach dem 6. Embryonalmonat erfolgt das Volumenwachstum etwas rascher als zu Beginn der Entwicklung. Die Kurve steigt dann um einiges steiler an. Auch Engel (1950) spricht von einem schnelleren Wachstum der Lunge in den letzten Fetalmonaten.

Abb. 3 zeigt die Ergebnisse der Oberflächenmessung. Dabei sind die Oberflächenwerte, die von 10 bis auf über 10000  $\text{cm}^2$  ansteigen, logarithmisch abgetragen. Wieder zeigt die Wachstumskurve einen kontinuierlichen Anstieg, wieder liegen die Werte für die linke Lunge etwas niedriger als für die rechte.

Trägt man die Werte linear ab, resultiert etwa eine Gerade, die um den 6. Embryonalmonat einen Knick zeigt, um dann wieder steiler anzusteigen als zu Beginn der Entwicklung.

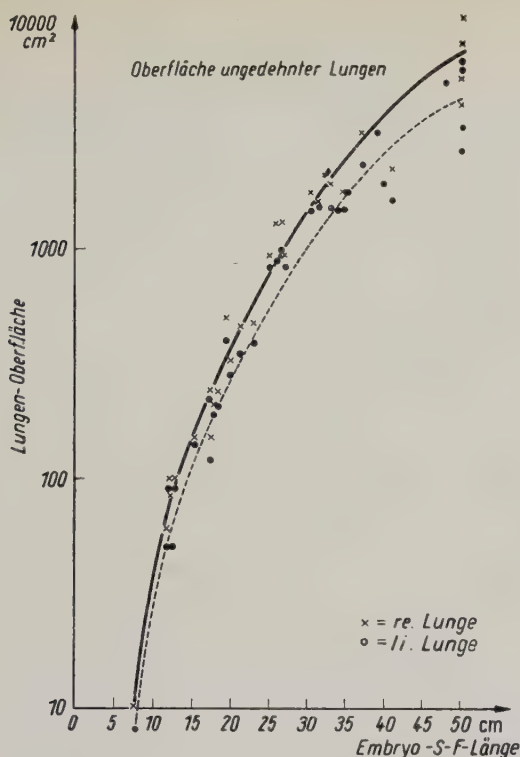


Abb. 3. Diagramm zu Tabelle 1: Oberflächenwerte ungedehnter embryonaler Lungen

Man darf also von einem linearen Wachstum der Lungenoberfläche sprechen, das gegen Ende der Fetalzeit etwas schneller vor sich geht.

Schließlich sind im Diagramm der Abb. 4 die Mittelwerte der spezifischen Oberfläche, also der Oberflächengröße pro  $\text{cm}^3$  Volumeneinheit, aufgetragen. Dabei wurden jeweils Gruppen von 5 cm Embryo-Scheitel-Fersen-Länge zusammengefaßt und ihr Mittelwert errechnet. Es umfaßt also der Wert „10“ die spezifischen Oberflächen sämtlicher Embryonen von 5,1 cm bis 10,0 cm Scheitel-Fersen-Länge, der Wert „15“ die von 10,1 cm bis 15,0 cm usw.

Auch diese Kurve zeigt für die Hauptzahl der Mittelwerte deutlich einen linearen Anstieg. Der außer der Reihe fallende Mittelwert für 45 cm stützt sich auf Messungen an nur zwei Lungen. Beide liegen vermutlich an der unteren Grenze der Streuung.



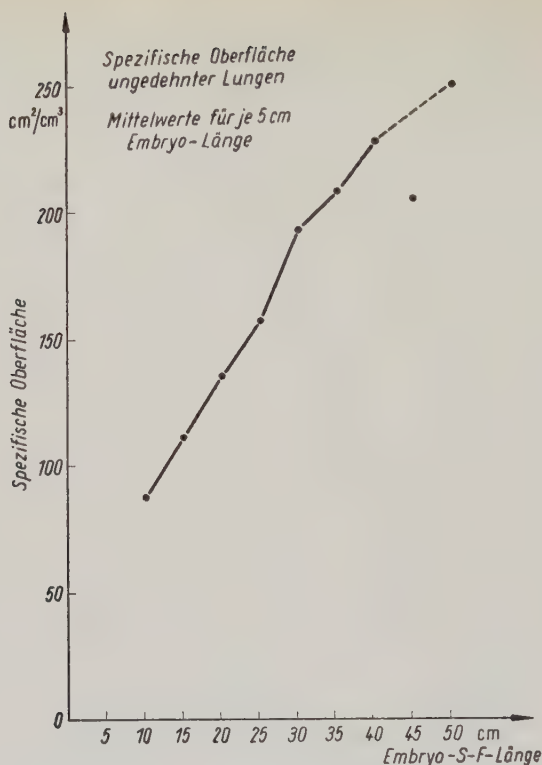


Abb. 4. Diagramm zu Tabelle 1: Spezifische Oberfläche ungedehnter embryonaler Lungen (Mittelwerte für jeweils 5 cm Scheitel-Fersen-Länge)

Zusammenfassend kann man von einem linearen Wachstumsmodus des Lungenvolumens und der Lungenoberfläche („innere Oberfläche“) während des embryonalen Lebens sprechen. Da auch die spezifische Oberfläche eine lineare Beziehung zum Längenwachstum zeigt, scheint ebenfalls die Unterteilung der Lufträume, also die Ausbildung der Alveolen, konstant zunehmend fortzuschreiten.

#### b) Meßergebnisse an gedehnten Lungen menschlicher Embryonen und Frühgeborenen

Die Untersuchungsergebnisse an frisch fixierten Lungen menschlicher Embryonen und Frühgeborenen sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Die rechten Lungen wurden durchweg im Dondersschen Unterdruckraum gedehnt. Von den linken wurden die in Klammern

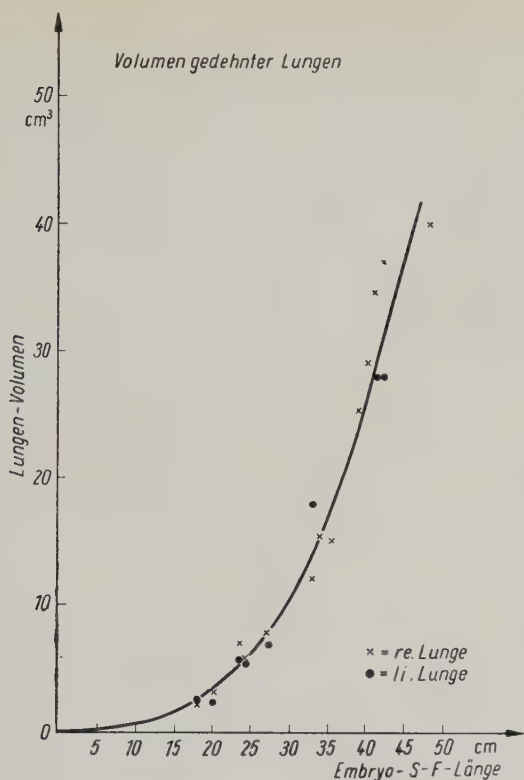


Abb. 5. Diagramm zu Tabelle 2: Volumenwerte künstlich gedehnter embryonaler Lungen

Tabelle 2

Embryo/Neug. Größe/Gew.		Lungenvolumen			Lungenoberfläche			Spez. Oberfl.	
(cm)	(g)	rechts (cm <sup>3</sup> )	links (cm <sup>3</sup> )	ges. (cm <sup>3</sup> )	rechts (cm <sup>2</sup> )	links (cm <sup>2</sup> )	gesamt (cm <sup>2</sup> )	(1/cm)	
18,0	110	2,3	2,6	4,9	270	290	560	117	111
20,0	220	3,1	2,3	5,4	620	460	1080	200	200
23,5	250	7,1	5,6	12,7	1400	1100	2500	197	195
24,0	280	5,6	5,5	11,1	1200	1100	2300	214	200
27,5	380	8,7	7,8	16,5	1600	1500	3100	184	192
33,0	900	12,0	18,0	30,0	2500	3700	6200	208	205
34,0	750	15,5	(7,7)		3100	(1500)		200	(201)
35,5	1060	15,0	(8,2)		4100	(1800)		273	(219)
39,0	1160	25,5	(13,0)		6000	(3300)		235	(253)
40,0	1300	29,0	(10,0)		6000	(2000)		207	(200)
41,0	1530	34,5	28,0	62,5	7000	6100	13100	203	218
42,0	1650	37,0	28,0	65,0	9500	7000	16500	257	250
48,0	2550	42,0	(20,0)		11400	(5500)		271	(275)

stehenden Werte bei ungedehnten Präparaten ermittelt, die zum histologischen Vergleich notwendig waren.

In Abb. 5 sind die Lungenvolumina graphisch dargestellt. Es ergibt sich ein kontinuierlicher Anstieg mit zunehmender Körpergröße, wie dies schon für die ungedehnten Organe beschrieben wurde. Ein Vergleich mit diesen zeigt jedoch, daß die Kurve der gedehnten Lungen steiler verläuft. Auch von einem verschieden starken Anstieg vor bzw. nach dem 6. Embryonalmonat ist jetzt weniger zu bemerken. Der Unterschied zwischen linken und rechten Lungen fällt hier nicht so auf, ja, manchmal liegen die Werte für die linke Lunge höher als die der rechten. Die Lungen wurden ja außerhalb des Brustraumes künstlich gedehnt, sie konnten sich ungehindert entfalten und wurden nicht durch Herz oder Thorax in ihrer Form beeinflusst. Der steilere Anstieg der Kurve bei den gedehnten Lungen fällt besonders gegen Ende der Entwicklungs-

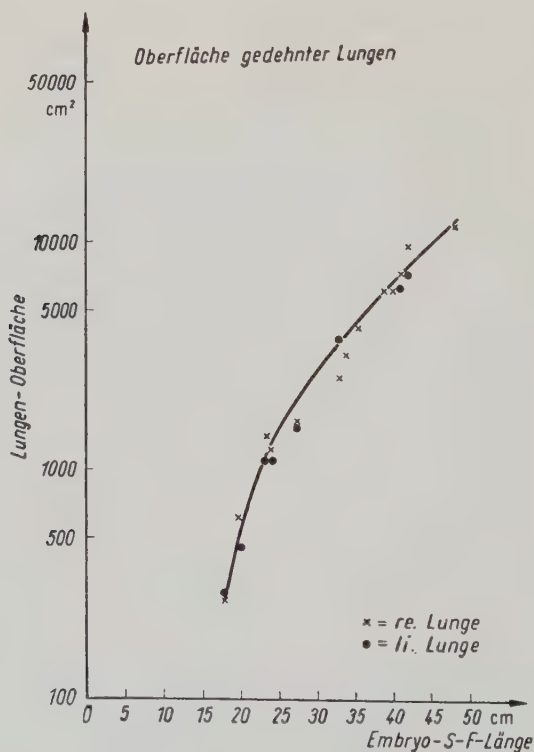


Abb. 6 Diagramm zu Tabelle 2: Oberflächenwerte künstlich gedehnter embryonaler Lungen

zeit ins Auge und hängt daher wohl mit dem Umstand zusammen, daß sich die älteren Organe mit ihrem besser ausgebildeten elastischen Gewebe und ihrem geringeren Bindegewebsreichtum stärker dehnen lassen.

Abb. 6 zeigt die Oberflächenwerte für die gedehnten Lungen wieder in logarithmischer Darstellung. Insgesamt betrachtet entspricht der Kurvenverlauf etwa dem der ungedehnten Organe. Nur liegen die Werte nach der Dehnung etwa 100 Einheiten höher. Trägt man die Oberflächenenergebnisse linear ab, so resultiert ein steiler, gerader Anstieg der Kurve, die auch einen geringen Knick um den 6. Embryonalmonat zeigt.

Die spezifischen Oberflächen wurden auch für die gedehnten Lungen als Mittelwerte wie oben errechnet. Sie sind in Abb. 7 dargestellt. Da das Material nur ein Drittel des ungedehnten um-

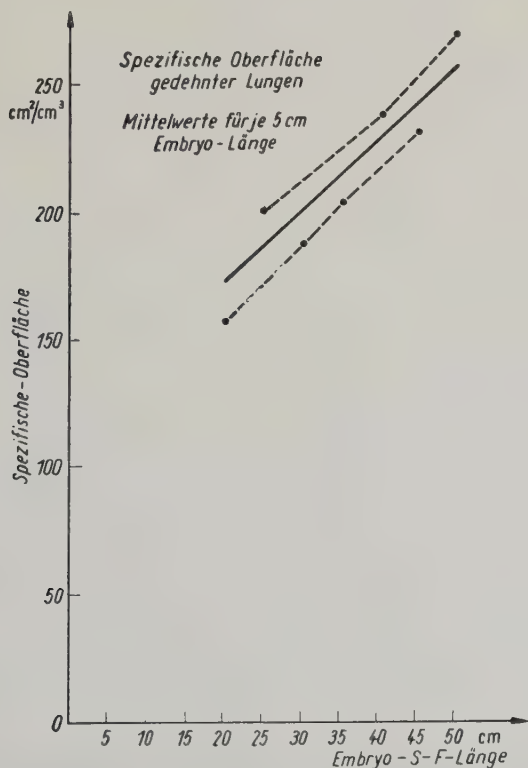


Abb. 7. Diagramm zu Tabelle 2: Spezifische Oberfläche künstlich gedehnter embryonaler Lungen (Mittelwerte für jeweils 5 cm Scheitel-Fersen-Länge)



faßt, ist der Kurvenverlauf nicht so eindeutig. Einige Werte fallen aus der Reihe.

Trotzdem kann von einem linearen Anstieg gesprochen werden. Er verläuft, wie der Vergleich mit Abb. 4 zeigt, parallel den ungedehnten Lungen, nur um etwa 10 bis 20 Einheiten höher. Für die Ursache dieses Zunehmens der spezifischen Oberfläche können folgende Gesichtspunkte in Betracht kommen: Manche kollabierten bzw. ungedehnten Alveolen werden bei der Zählmethode nicht erfaßt und damit die Schnitzzahl pro Blickfeld zu gering festgesetzt, letzten Endes also die Oberfläche bei den ungedehnten Organen etwas zu klein errechnet. Umgekehrt kommt es bei den gedehnten Organen vom Volumen her zu Fehlerquellen durch die ungleichmäßig starke Dehnung des Gewebes, wie sie sich ja bei keiner Fixierungsmethode vermeiden läßt. So erklären sich aber auch die Schwankungen, die sich in unseren Mittelwertskurven abzeichnen.

Da auch in der lebenden Lunge nicht alle Partien zur gleichen Zeit voll entfaltet sind, liegt schließlich die Vermutung nahe, die spezifische Oberfläche sei in Wirklichkeit keine konstante, sondern eine variable Größe, abhängig vom Funktionszustand der Lunge.

Zusammenfassend bestätigen die Messungen bei den gedehnten Lungen die Befunde an den ungedehnten Organen. Nur liegen die Werte nach der Dehnung im Unterdruckraum um einen bestimmten Betrag höher. Einen linearen Wachstumsmodus von Volumen, innerer Lungenoberfläche wie spezifischer Oberfläche lassen aber auch sie erkennen.

## 2. Histologische Befunde

Die Embryonalentwicklung der Lunge hat Heiß (1936) in seinem Handbuchbeitrag ausführlich dargestellt. Zur Histogenese der Lungenalveole sei auf die Arbeiten von Bender (1925), Clara (1936) oder Bargmann (1936) verwiesen.

Es fällt auf, daß diesen Untersuchungen meist tierisches Material zugrunde liegt (Katze, Schwein, Kaninchen). Clara gründete seine Darstellung wohl auch auf menschliche Befunde, veröffentlicht aber nur Zeichnungen. Erst bei Engel (1950) finden sich mehrere von menschlichen Lungen gewonnene Mikrophotogramme. Dies erhellt die Schwierigkeit, bei menschlichem Untersuchungsgut brauchbare Bilder zu erhalten.

Die Befunde der erwähnten Autoren kann ich nach meinen Beobachtungen an gedehnten wie vor allem ungedehnten Lungen

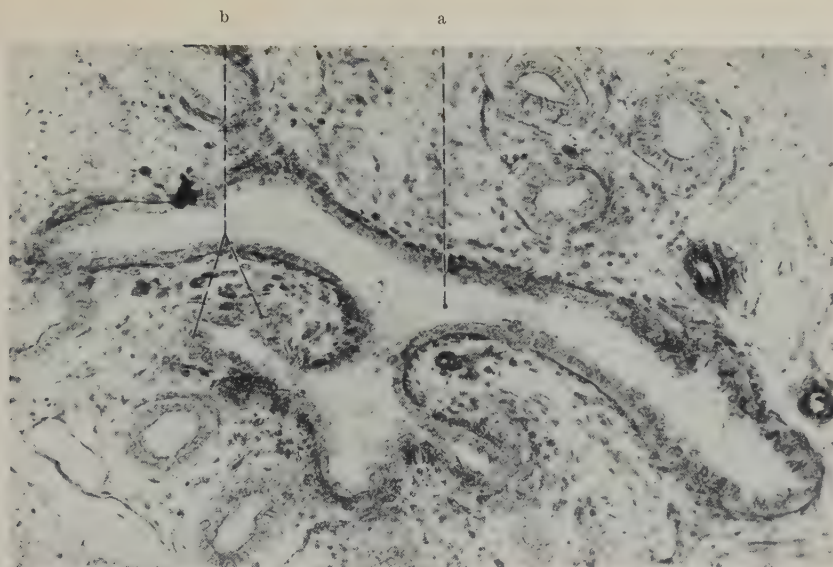


Abb. 8. Ungedehnte Lunge eines Embryo von 20 cm Länge (Vergr.  $8 \times 16$ ): Terminale Gangabschnitte des fetalen Lungenbäumchens mit hohem Zellbelag (a), Pneumomeren mit fast zylindrischem Epithel (b)

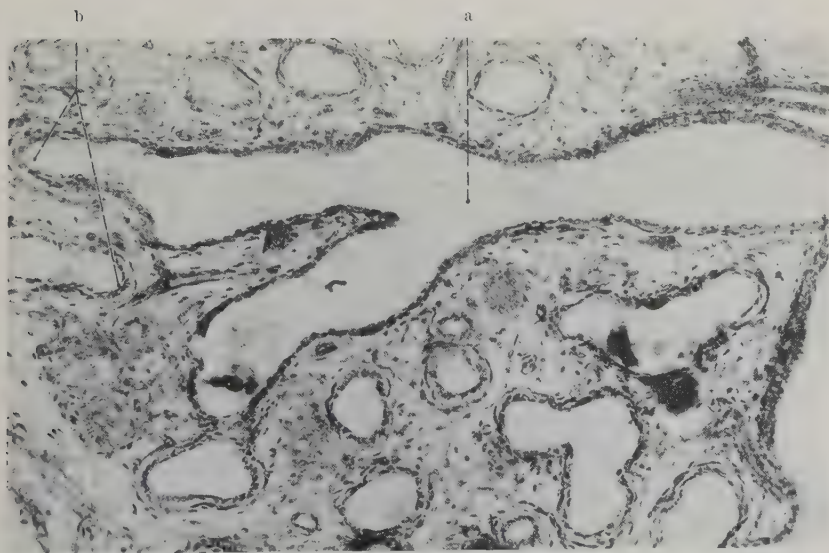


Abb. 9. Künstlich gedehnte Lunge eines Embryo von 20 cm Länge (Vergr.  $8 \times 16$ ): Epithel der terminalen Gangabschnitte deutlich abgeflacht (a), erweiterte Pneumomeren mit kubischem Zellbelag (b)

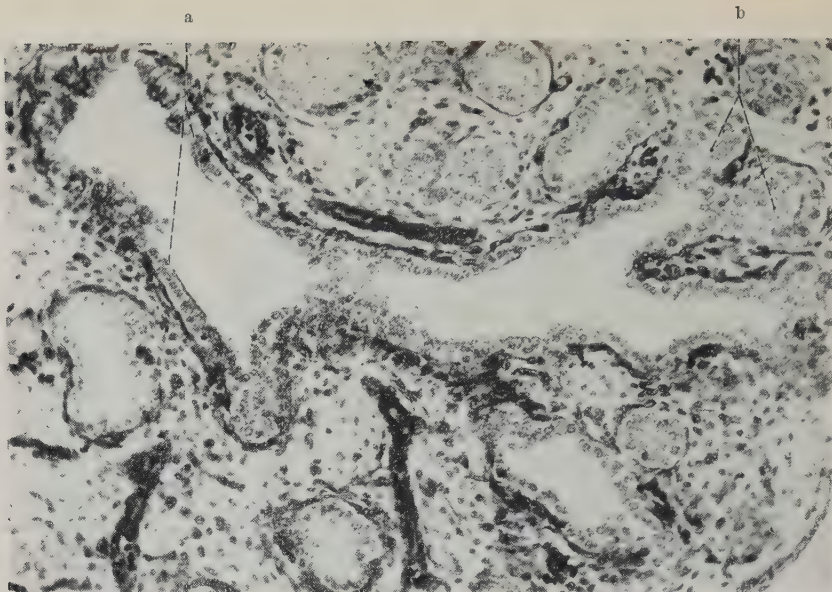


Abb. 10. Ungedehnte Lunge eines Embryo von 21,5 cm Länge (Vergr.  $8 \times 16$ ): Undeutlicher Übergang vom Bronchalepithel zum hohen Zellbelag der terminalen Gangabschnitte (a), zylindrische Pneumomeren-Zellen (b)

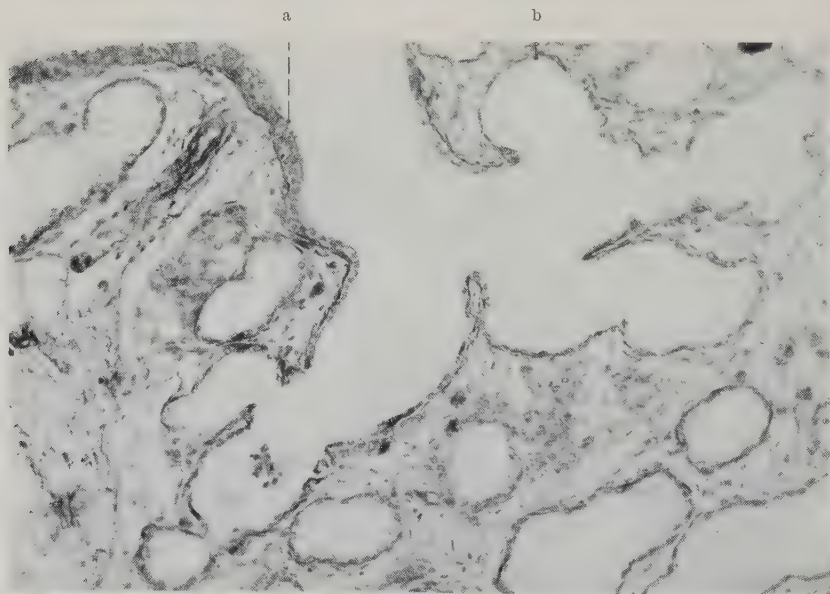


Abb. 11. Künstlich gedehnte Lunge eines Embryo von 23,5 cm Länge (Vergr.  $8 \times 16$ ): Abrupter Übergang vom Bronchalepithel zu dem jetzt kubischen Zellbelag der terminalen Gangabschnitte (a), Pneumomeren-Zellen deutlich abgeflacht (b)



menschlicher Embryonen, Früh- und Neugeborenen voll bestätigen. In folgendem sollen aber die Epithelverhältnisse im Verlauf der pränatalen Entwicklung, insbesondere nach künstlicher Dehnung, genauer betrachtet werden:

Zunächst sind die Endabschnitte des fetalen Lungenbäumchens von einem kontinuierlichen kubischen Epithelbelag ausgekleidet. Das zylindrische Bronchalepithel mit seinen Flimmerhaaren geht allmählich, nach Dehnung meist abrupt in das kubische Epithel der nächstfolgenden Gangabschnitte über (Abb. 8). Durch Dehnung wurde dieses Epithel der terminalen Gangabschnitte deutlich abgeflacht (Abb. 9). Besonders deutlich zeigt sich dann aber die Wirkung der Dehnung an den Pneumomeren (Bender) der frühen Stadien: Ihr im ungedehnten Zustand hohes, fast zylindrisches Epithel (Abb. 10) ist niedriger geworden, die Zellkerne haben sich parallel zur Lichtung eingestellt und zeigen so den Dehnungseffekt an (Abb. 11).

Bei etwas älteren Entwicklungsstadien, deren ungedehnte Organe kaum eine Veränderung im Epithelbild zeigen, kann das Epithel durch Dehnung so weit abgeflacht werden, daß es teilweise dem funktionstüchtigen Epithel ähnelt. Es bildet aber noch stets einen kontinuierlichen Überzug (Abb. 12).

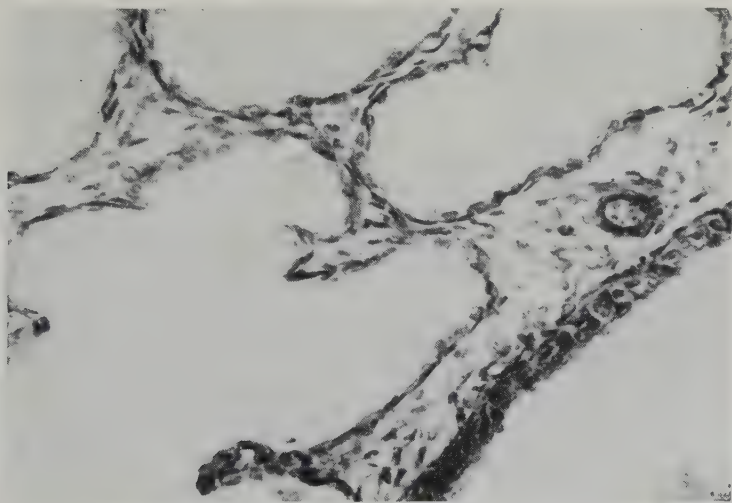


Abb. 12. Künstlich gedehnte Lunge eines Embryo von 23,5 cm Länge (Vergr.  $20 \times 16$ ): Kontinuierlicher platter Epithelbelag der erweiterten Enden des Lungenbäumchens (Kernachsen der abgeflachten Zellen parallel zur Lichtung)



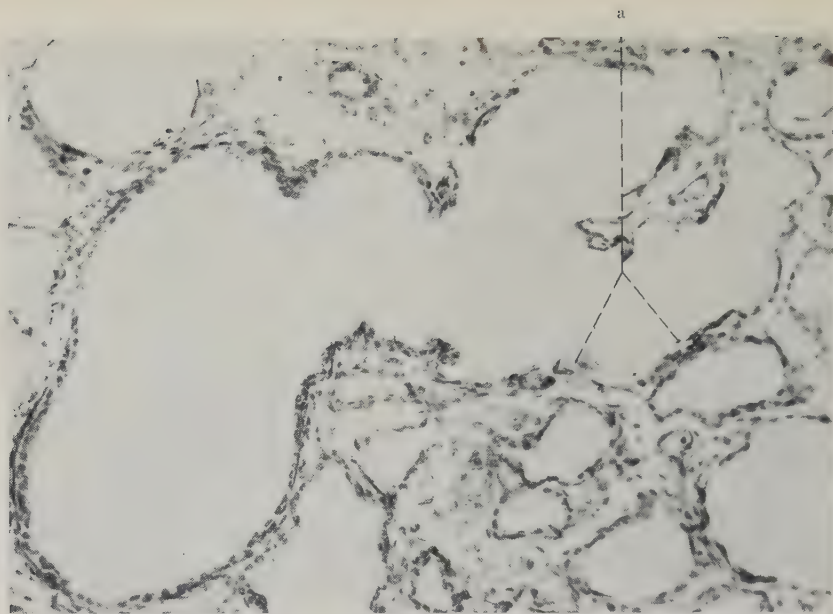


Abb. 13. Ungedehnte Lunge eines Embryo von 33 cm Länge (Vergr.  $8 \times 16$ ): Hohes Alveolarepithel mit Umbauerscheinungen: Abstoßen „degenerierter“ Zellen (a)

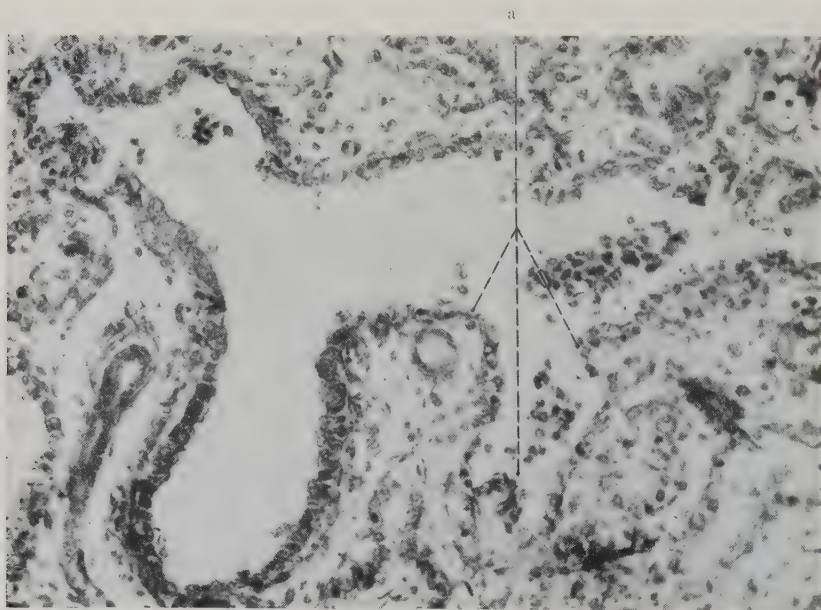


Abb. 14. Künstlich gedehnte Lunge eines Embryo von 33 cm Länge (Vergr.  $8 \times 16$ ): Abgeplattete Alveolarepithelzellen, ebenfalls mit Umbauvorgängen: Abstoßen von Zellen (a)

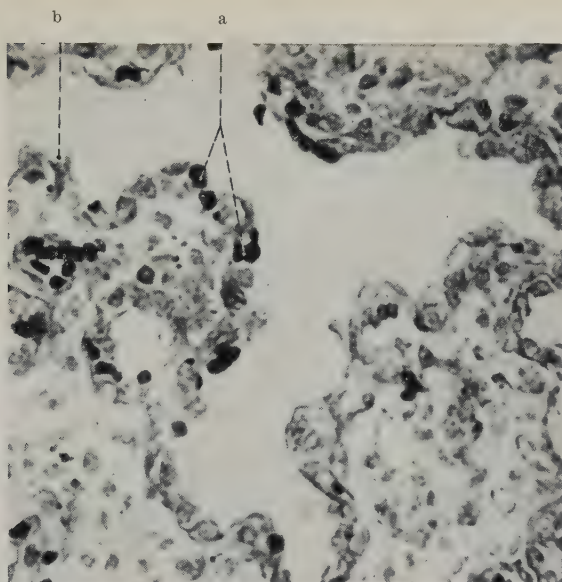


Abb. 15. Alveolarepithel aus der ungedehnten Lunge eines Embryo von 34 cm Länge (Vergr.  $20 \times 16$ ): Vorwachsen von Blutkapillaren zwischen die Alveolarepithelzellen (a), Abstoßen „degenerierter“ Zellen (b)

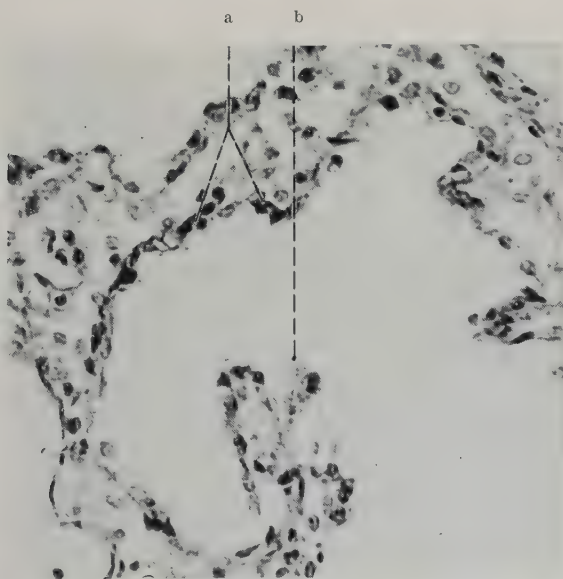


Abb. 16. Alveolarepithel aus der künstlich gedehnten Lunge eines Embryo von 40 cm Länge (Vergr.  $20 \times 16$ ): Vorwachsen von Blutkapillaren zwischen die abgeflachten Zellen der erweiterten Alveolen (a), Abstoßen „degenerierter“ Alveolarepithelzellen (b)

Degenerative Umbildungsvorgänge (vgl. Clara), die sich etwa vom 6. Embryonalmonat ab bei den ungedehnten Organen physiologisch feststellen lassen und Abflachung bzw. Diskontinuität der Alveolarepithelien bewirken (Abb. 13), zeigen sich auch bei den gedehnten Lungen (Abb. 14). Die Kontinuität des Epithels wird nun auch durch vorwachsende Kapillaren (vgl. v. Hayek, 1953) vielfach unterbrochen (Abb. 15). Trotzdem zeigt sich ein Effekt der Dehnung in einer stärkeren Abflachung, als sie sich bei den ungedehnten Organen beobachten läßt (Abb. 16). Ein Unterschied ist noch deutlich zu erkennen. Dies ist jedoch bei den älteren Stadien, vor allem bei denen, die schon geatmet hatten, nicht mehr der Fall. Ohne Zweifel hat sich das Alveolarepithel inzwischen aktiv durch biologische Wachstumsvorgänge abgeflacht; denn wir sehen flache, diskontinuierliche Epithelbeläge in den ungedehnten wie in den künstlich gedehnten Organen. In letzteren sind die Erscheinungen allerdings ausgeprägter und — infolge der Entfaltung der Azini — besser zu beobachten. Ein auffälliger Unterschied im Verhalten des Epithels vor und nach dem ersten Atemzug läßt sich nicht feststellen, das Epithel wird durch die bei der Geburt erfolgende Dehnung der Lunge in seiner Struktur nicht verändert.

Die Ergebnisse von Clara u. a., nach denen sich das Alveolarepithel schon vor dem ersten Atemzug aktiv durch Wachstumsvorgänge abflacht, konnten also auch im vorliegenden Untersuchungsgut bestätigt werden. Es zeigt sich zur Zeit der Geburt, nach Umwandlung des ursprünglich kubischen Alveolarepithels zu platten Zellen, kein Unterschied in der Epithelauskleidung bei gedehnten und ungedehnten Lungen. Nur die Lufträume wurden durch die künstliche Dehnung, die in grobem dem ersten Atemzug entspricht, entfaltet. Alveolen jedoch, die noch mit dem ursprünglichen kubischen Epithel ausgekleidet waren, wurden abgeflacht (sofern sich die Dehnung auf sie auswirkte). Diese Befunde zwingen mich, einen Einfluß des ersten Atemzuges auf die Form des schon abgeflachten Alveolarepithels abzulehnen. Wohl aber muß man einen solchen für die noch nicht „umgewandelten“ Alveolen, die im Entfaltungsbereich liegen, annehmen.

Die Dehnungsversuche bei embryonalen Lungen vor und um den 6. Embryonalmonat zeigen wieder deutlich den Effekt der Ausweitung des Lungenbäumchens. Hier kann aber auch eine Formänderung der Alveolenauskleidung durch Dehnung zustande kommen. Der Epithelbelag behält dabei doch stets seine Kontinuität bei.

So liegt der Schluß nahe, daß es schon vor der aktiven Umbildung des Alveolarepithels zunächst durch Dehnung zu einer Abflachung der Zellen kommt. Diese werden dann erst von den vorwachsenden Kapillaren und durch degenerative Vorgänge in die „Gefäßnischen“ verdrängt.

Als Ursache der Dehnung während des embryonalen Lebens soll die Aspiration von Fruchtwasser diskutiert werden.

## Diskussion und Literaturbesprechung

### 1. Zur Oberflächenmessung

Das ältere Schrifttum zu diesem Problem stellte Bargmann (1936) zusammen: Schon über die Größe der Alveolenzahl beim erwachsenen Menschen finden sich sehr unterschiedliche Angaben, dementsprechend natürlich über die Größe der Alveolenoberfläche. So schätzte z. B. Huschke (nach Sömmering, 1844) 1800 Millionen Alveolen, während Aeby (1880) ein Fünftel davon angab (404 Millionen für den Mann, 322 Millionen für die Frau). Terni (1930) sprach sogar von 1 Milliarde Alveolen.

Von der Alveolenoberfläche meint Rossignol (1846) nur, daß sie groß sei, gibt aber keine Zahlen an.

Aeby (1880) war wohl der erste, der — von mathematischen Überlegungen ausgehend — eine zahlenmäßige Bestimmung versuchte: Er fand so eine respiratorische Oberfläche von 40 bis 50 m<sup>2</sup>, die in der entfalteten Lunge bis auf 103 bis 129 m<sup>2</sup> ansteigen sollte. Bei seiner Methode, der an sich schon einige Rechenfehler innewohnen (s. Engel, 1950), vernachlässigt Aeby vor allem die Tatsache, daß ein erheblicher Teil der Lunge von nicht respirierendem Gewebe eingenommen wird.

Die umfassendsten älteren Untersuchungen stammen von Fr. E. Schulze (1906): Wie schon Aeby schätzte er das Lungenvolumen, maß nun aber den Alveolendurchmesser. Der Quotient aus Lungenvolumen und dem als Kubus angenommenen Alveoleninhalt (Aeby hatte die Kugel zum Vergleich herangezogen) ergab sodann die Alveolenzahl. Aus dem Produkt der fünf Flächen der kubischen Alveole (eine Fläche fällt als Alveoleneingang weg) mit der Alveolenzahl errechnete sich die respiratorische Oberfläche. Vom Lungenvolumen wurden 20% für Gefäße und Bindegewebe in Abzug gebracht. Diese Zahl wurde wiederum nur geschätzt.

Infolge großer Fehlerquellen, durch oberflächliche Schätzung des Lungenvolumens, durch Annahme von Durchschnittswerten für



den Alveolendurchmesser, erhielt Schulze unmögliche Werte. So sollte eine Katze 400 Millionen Alveolen mit  $20 \text{ m}^2$  respiratorischer Oberfläche haben, ein erwachsener Mensch aber nur 150 Millionen Alveolen mit  $30 \text{ m}^2$  Oberfläche.

Marcus (1928) versuchte, einige der groben Schätzungen, die den bisherigen Berechnungen zugrunde lagen, durch exakte Messungen zu ersetzen: Die Lunge wurde in situ fixiert. Dann wurde ihr Volumen im Meßglas bestimmt. Die gleiche Lunge wurde zur Alveolenmessung in Schnitte zerlegt, einmal in frischen Gefrierschnitten, zum andern in fixierten und gefärbten Präparaten untersucht.

Für die Lunge des erwachsenen Menschen stellte Marcus ein Volumen von  $1800 \text{ cm}^3$  fest und eine Alveolengröße von  $150 \mu$  im Durchschnitt. Entsprechend den Überlegungen von Schulze ergab sich daraus eine Alveolenzahl von 444 Millionen mit einer respiratorischen Oberfläche von etwa  $50 \text{ m}^2$  (das nonrespiratorische Gewebe schätzte auch Marcus auf 20% des Lungenvolumens).

Auf einen ähnlichen Wert kam Gertz (1928): Ausgehend von einem Atmungsraumvolumen von  $3000 \text{ cm}^3$  bestimmte er die atmende Oberfläche zu  $48 \text{ m}^2$  ( $40\text{—}60 \text{ m}^2$ ).

Hilber (1933) diskutiert die Fehlerquellen der früheren Untersucher, verwendet bei seinen Messungen an Ratte und Maus aber die Methode von Marcus. Durch Projektionszeichnungen konnte er das „nonrespiratorische Volumen“ zu genau 20,33% des Lungengesamt volumens bestimmen und damit die Schätzungen von Schulze und Marcus exakt bestätigen.

Bei Hilbers Meßergebnissen fällt vor allem die große Verschiedenheit der Volumenwerte auf. So konnte bei 260 g schweren Ratten das Lungenvolumen von 8 bis  $13 \text{ cm}^3$  schwanken. Der Unterschied beruht eben auf verschieden starker Dehnung der Lunge (Hilber).

Um den Dehnungsgrad festzulegen und als Fehlerquelle auszuschalten, bestimmte Hilber jeweils den Alveolendurchmesser der betreffenden Lunge. Dieser Durchmesser schwankt in den verschiedenen Bezirken des Organs beträchtlich. Wird die Schwankung jedoch berücksichtigt, hebt sich nach Hilbers Meinung die Unterschiedlichkeit im Volumen wieder auf. So finden sich in seinem Untersuchungsgut zwei gleich schwere Ratten, eine mit einem  $1\frac{1}{2}$ mal größeren Volumen als die andere („sicher auf einer Über-

dehnung der Lunge beruhend“), die dann aber praktisch doch gleich große Alveolenoberflächen haben. Bei der Messung des Alveolendurchmessers wird aber nicht genügend berücksichtigt, daß die Alveolen ja nicht immer genau in der Mitte getroffen werden. Viele Anschnitte können als Hauptschnitte verwertet werden und bringen damit eine große Fehlerquelle in die Berechnung (s. auch bei Hennig). Ebenso wird die an sich stark schwankende Form der Alveolen (s. v. Hayek, 1953) zuwenig berücksichtigt.

Weitere Fehlerquellen sind natürlich die histologische Technik, die unterschiedlichen Ergebnisse bei trachealer oder vaskulärer Fixierung (s. Bargmann) und die unterschiedliche Größe der Schrumpfung (s. Elze und Hennig).

Wetzel (1938) geht auf die Frage der Alveolenoberfläche beim Neugeborenen und Kind überhaupt nicht ein, er gibt nur Zahlen für das Lungenvolumen an: So soll nach den Untersuchungen Weseners (1879) das Volumen der Lunge vor der Atmung  $59,6 \text{ cm}^3$ , danach  $64 \text{ cm}^3$  betragen, während eine aufgeblasene Lunge aus den ersten Tagen nach der Geburt 75 bis  $80 \text{ cm}^3$  messe (Aeby hatte für die Lunge nach der Atmung  $67,7 \text{ cm}^3$  im Mittel [ $43\text{—}85 \text{ cm}^3$ ] angegeben). Die von mir untersuchten Neugeborenenlungen schwanken um ähnliche Werte.

A. Müller (1946) zeigt in einer Übersicht über das bisherige Untersuchungsgut eine Schwankung in der Größe der respiratorischen Oberfläche zwischen  $30 \text{ m}^2$  (Schulze) und  $200 \text{ m}^2$  (Arthus) auf. Wie auch Elze und Hennig betonen, ist das unmöglich mit der Verschiedenheit des untersuchten Materials in Volumen und Struktur allein zu erklären. Es zeigt vielmehr, welche Tücke dem Problem innewohnt.

So scheitern auch Müllers Untersuchungen an der nicht faßbaren Alveolenform (s. Elze und Hennig).

Engel (1950) geht in seiner umfassenden Monographie über die Lunge des Kindes in einem besonderen Kapitel auf die „respiratorische Oberfläche“ ein und bemüht sich, eine neue Methode ihrer Errechnung zu finden.

Von vornherein gesteht aber Engel auch für seine Berechnungsmethode Irrtümer ein. Da sich nicht nur das Volumen der Lunge mit dem Alter ändere, sondern auch ihre innere Struktur, werde die respiratorische Oberfläche schon durch diese schwer faßbare Größe beeinflusst.

Als Rechnungseinheit wurde der „terminale Azinus“ gewählt und dabei angenommen, daß bei weitem der größte Teil der Oberfläche den Alveolen angehört. Bei Engels graphischen Rekonstruktionen dieses terminalen Azinus liegt schon eine Schwäche seiner Methode: Die Zeichnung kann ja immer nur eine Ebene der Alveole berücksichtigen. Eine weitere Schwäche liegt in der Annahme, drei Generationen von respiratorischen Bronchiolen, damit 8 terminale Azini, bildeten einen großen Azinus. Diese Zahl ist ja variabel, es kommen nicht immer alle Strecken des Alveolenbäumchens zur Ausbildung (Husten, 1921).

Errechnet man mit Engel das Volumen des großen Azinus, kann es mit einigem Vorbehalt benützt werden, die Zahl der Azini pro  $\text{cm}^3$  Lunge festzustellen. Damit erhält man auch die respiratorische Oberfläche pro  $\text{cm}^3$ .

Nun zieht Engel 20% von der Zahl der Azini/ $\text{cm}^3$  und von ihrem Volumen ab; denn dieser Betrag entfällt auf den zylindrischen Zentralanteil der Luftsäckchen (vgl. v. Hayek) und das sog. interalveoläre Gewebe.

Vom Volumen der entfalteten Lunge, das teilweise auch aus dem Organgewicht errechnet wurde, brachte Engel 20% für das nicht respirierende Gewebe in Abzug. Er bestimmte diese Zahl (vgl. Schulze, Marcus, Hilber) an Hand von Bronchalausgüssen.

Zur Oberflächenberechnung sind von Engel noch weitere Vorbehalte gemacht worden:

a) Je besser die Differenzierung der Lunge ist, desto größer ist auch ihre respiratorische Oberfläche pro Volumeneinheit („spezifische Oberfläche“). Diese Größe entziehe sich aber jeder korrekten Berechnung.

b) Die Größe der Alveolen nimmt langsam zu. Nun ist aber die Oberfläche im Verhältnis zum Volumen um so größer, je kleiner die Kugel ist. Dieser Umstand könne bei der großen Zahl der respirierenden Einheiten eine Rolle spielen, wenn auch der Größenunterschied der Radien anfangs noch nicht so stark hervortritt. Wenn sich aber der Alveolendurchmesser von 0,05 auf 0,2 mm, d. h. um das Vierfache, vergrößere, nehme im Verhältnis zum Volumen die Oberfläche um mehr als das Doppelte ab. Engel kommt z. B. auf Grund dieser Überlegungen zu dem Schluß, die gleiche Zahl „großer Azini“ habe beim jungen Säugling eine mehr als doppelt so große respiratorische Oberfläche als beim Kind des

Pubertätsalters. Er muß aber sogleich wieder einschränken, da man doch die flachen Alveolen des Säuglings nicht mit den wohlgebildeten des älteren Kindes gleichsetzen könne.

Bei einem 1 Monat alten Säugling von 3200 g Gewicht und 50 cm Länge fand Engel eine respiratorische Oberfläche von  $13\,200\text{ cm}^2$ , eine Zahl, die etwas niedriger liegt als meine Meßergebnisse bei Neugeborenen.

v. Hayek (1953) diskutiert den wesentlichen Einfluß der Alveolenform auf die bisherigen Errechnungsmethoden der Alveolenoberfläche. Die Größe der Alveolen sei zudem sehr vom Fixierungszustand abhängig. Auf Grund dieser Unsicherheitsfaktoren kommt v. Hayek zu dem Schluß, die bisher für die Erwachsenenlunge angegebenen Zahlen seien zu hoch gegriffen. Es führe ja auch der Weg der Berechnung der Alveolenzahl aus der Anzahl der Verzweigungen des Bronchalbaums zu niedrigeren Werten.

So schätzt v. Hayek 300 bis höchstens 400 Millionen Alveolen und eine respiratorische Oberfläche von 30 bis  $100\text{ m}^2$ . Diese müsse ja entsprechend den respiratorischen Volumenschwankungen (Vitalkapazität:Residualluft = 5:1) als Fläche um etwa  $\frac{1}{3}$  von der tiefsten Inspiration bis zur stärksten Expiration abnehmen.

In der 3. Auflage des Brausschen Lehrbuches, die Elze (1956) bearbeitete, findet man fast entsprechende Angaben:

350 Millionen Alveolen mit einer respiratorischen Oberfläche von etwa  $100\text{ m}^2$  in der Mittel- oder Normallage (= Expirationsstellung bei gewöhnlicher ruhiger Atmung) für beide Lungen. Sie vergrößert sich bei ruhiger Inspiration um etwa  $10\text{ m}^2$ , bei tiefster Inspiration um etwa  $50\text{ m}^2$ , also um das  $1\frac{1}{2}$ fache.

Zu anderen, neuen Ergebnissen kommen aber Elze und Hennig (1956): Hennig konnte eine neue Methode der Oberflächenberechnung ausarbeiten, die nun unabhängig von der so schwer bestimmbar Form der Alveolen ist.

Unter Zugrundelegung eines Lungenvolumens von  $2350\text{ cm}^3$ , das nach der Annahme von Elze und Hennig den wirklichen Verhältnissen entspricht, kamen sie zu einer Alveolenoberfläche von  $23,7\text{ m}^2$  im Mittel. Aus dieser Zahl bzw. dem Alveolenvolumen, das sie mit  $1340\text{ cm}^3$  angeben, berechneten sie die Alveolenzahl mit 66 Millionen überraschend niedrig.

Die schon erwähnten Bestimmungsmethoden lehnen Elze und Hennig als unzuverlässig ab: Leite man die Alveolenzahl von den



Verzweigungen des Bronchalbaumes her (vgl. v. Hayek), könne sich ein Grenzwert von 250 Millionen bzw. 32 Milliarden Alveolen ergeben. Bestimme man die Zahl als Quotient des Volumens aller Alveolen und dem der einzelnen Alveole, müsse man all die oben ausführlich erwähnten Fehlerquellen in Kauf nehmen. Ihre niedrige Alveolenzahlerklären Elze und Hennig damit, daß sie die Schrumpfung (nach Kulenkampff 40%) bei der Berechnung genügend berücksichtigen. Denn Schwankungen bzw. Abweichungen vom wahren Wert gehen mit der 3. Potenz (gegen die 2. Potenz beim Volumen) in das Ergebnis ein. Es ergäbe sich also bei völliger Ignorierung der Schrumpfung in den Berechnungen von Elze und Hennig ein Betrag von 306 Millionen Alveolen.

Bei der neuen Methode wird auch die gleichsinnig wirkende Fehldeutung aller Alveolenschnitte als Hauptschnitte vermieden (Näheres s. bei Hennig).

Zusammenfassend geben Elze und Hennig für die Gesamtoberfläche der Alveolen beim Toten einen Wert von  $24 \text{ m}^2$  an. Beim Lebenden schätzen sie die Oberfläche des Minimalvolumens auf  $34 \text{ m}^2$ , nehmen 51 bis  $56 \text{ m}^2$  „Spielraum“ bei ruhiger Atmung und eine Vergrößerung auf  $72 \text{ m}^2$  bei tiefster Inspiration an.

Kulenkampff (1957) hat nach der Hennigschen Methode bei einer durch Formolinfusion fixierten Erwachsenenlunge folgende Werte gefunden: Bei einem Volumen von rechts  $1200 \text{ cm}^3$ , links  $1150 \text{ cm}^3$  bestimmte er die Oberfläche rechts zu  $10,6 \text{ m}^2$ , links zu  $11,4 \text{ m}^2$ . Dabei wurde ein in genauen Untersuchungen festgestelltes lineares Schrumpfungsmaß von 40% berücksichtigt.

Auch Dingler (1958) ist bei der Katze mit der Hennigschen Methode zu guten Ergebnissen gekommen. Infolge ihrer einwandfreien Vergleichbarkeit scheinen sie die Hennigsche Formel voll zu bestätigen.

Dies zeigen auch meine Befunde, die sich untereinander zwanglos in das fortschreitende Ansteigen der Oberflächengröße einreihen.

Ein Vergleich der erwähnten Angabe Engels bei einem 1 Monat alten Säugling mit meinen Befunden bei Neugeborenen ergibt für Durchschnittswerte fast völlige Übereinstimmung der Oberflächengröße. Man muß eben nur die verschiedenen Dehnungszustände berücksichtigen.

Meine Volumenergebnisse andererseits liegen durchschnittlich niedriger als die Meßwerte Engels, entsprechen aber annähernd

denen von Wesener oder Aeby beim Neugeborenen. Bei mir wurde ja die Schrumpfung nicht korrigiert.

Die innere Oberfläche der embryonalen menschlichen Lunge wurde nach der mir zugänglichen Literatur noch nicht bestimmt. Es lassen sich daher keine Vergleiche ziehen.

Interessant sind in diesem Zusammenhang aber die Feststellungen von Noback (1925). Er untersuchte bei 104 Feten und ausgetragenen Neugeborenen von 10 bis 55 cm Scheitel-Fersen-Länge unter anderem die größte Höhe der Lunge, ihren größten Durchmesser von vorn nach hinten und ihre größte Breite. Das Untersuchungsgut unterteilte er in Gruppen von jeweils 5 cm Längenunterschied, wie ich bei der Aufstellung der Mittelwerte für die spezifischen Oberflächen.

Nun ergab sich bei Noback, daß alle diese Lungenmaße eine konstante geradlinige Beziehung zum Körperwachstum aufweisen, die sich sogar in einer mathematischen Formel ausdrücken läßt. Schon Hatai (1913) hatte vermutet, das Wachstum der Lunge sei geradlinig.

Diese konstante, fast lineare Beziehung zum Körpergewicht bzw. zur Körpergröße läßt sich auch aus meinen Kurven vom Volumen- und Oberflächenwachstum ungedehnter wie gedehnter Lungen menschlicher Embryonen ablesen.

Engel findet ebenfalls, daß die Lunge parallel zur Länge des Fetus und zur Kubikwurzel seines Volumens wächst, aber nicht direkt proportional zum Volumen (verständlich, da es sich beim Vergleich von linearen Maßen und Raumzahlen ja um verschiedene Dimensionen handelt). Weiter stellt Engel in den letzten Fetalmonaten ein schnelleres Wachstum der Lunge fest. Auch meine Kurven sprechen für eine Wachstumsbeschleunigung in den letzten Monaten vor der Geburt.

Eine Vergleichsbasis bietet schließlich die sog. spezifische Oberfläche ( $\text{cm}^2/\text{cm}^3$ ), die Oberflächengröße pro Volumeneinheit: Aus den Ergebnissen von Marcus (1928) läßt sie sich zu  $803,42 \text{ cm}^2/\text{cm}^3$  für die Ratte, zu  $400 \text{ cm}^2/\text{cm}^3$  für die Katze und zu  $265,9 \text{ cm}^2/\text{cm}^3$  für den Menschen errechnen.

Nach Hilbers Zahlen ergibt sich für die Ratte 560 bis  $660 \text{ cm}^2/\text{cm}^3$ , für die Maus etwa  $1000 \text{ cm}^2/\text{cm}^3$ .

Unter Verwendung der Messung von Kulenkampff findet man für den erwachsenen Menschen etwa  $100 \text{ cm}^2/\text{cm}^3$ . Dieser Wert dürfte aber zu niedrig sein und bei Lebenden ansteigen.

Engel gibt für Neugeborenenlungen  $69,1 \text{ cm}^2/\text{cm}^3$ , beim Kind des Pubertätsalters  $235,9 \text{ cm}^2/\text{cm}^3$ .

Dingler fand für die Katze 344 bis  $208 \text{ cm}^2/\text{cm}^3$ . Dabei stellte sie — im Gegensatz zu Engel — eine Abnahme der spezifischen Oberfläche während des postnatalen Wachstums fest.

Für menschliche Embryonen und Neugeborene fand ich durchschnittlich 100 bis  $270 \text{ cm}^2/\text{cm}^3$ , wobei sich der letzte Wert dem von Marcus nähert, den von Engel aber bei weitem übersteigt. Dies erklärt sich vorwiegend aus der Verschiedenheit der Volumina, die ja schon diskutiert wurde.

Versucht man nun, von unseren Werten bei der kollabierten Neugeborenenlunge ausgehend und das Ergebnis von Kulenkampff als Endpunkt betrachtend, eine Lebenskurve im Verhalten der spezifischen Oberfläche beim Menschen aufzustellen, so findet man nach der Geburt eine rückläufige Tendenz. Dies hat Dingler für die Katze gefunden. Sie führt es darauf zurück, daß die Alveolen größer werden, daß also die Unterteilung des lufthaltigen Gewebes während des extrauterinen Lebens größer wird.

Im Widerspruch dazu hat Engel für den Menschen das Gegenteil behauptet. Er bejaht für das postfetale Wachstum die Bildung neuer Azini (gestützt auf die Untersuchungen Tiemanns 1936), ein Gedanke, der zuerst von Broman ausgesprochen wurde. Erst nach der Vermehrung der Azini (4. bis 5. Lebensjahr) komme es zu ihrer Vergrößerung.

Dieses Problem beim Menschen vom Oberflächenverhalten her mit der Hennigschen Formel zu prüfen, muß der Zukunft vorbehalten bleiben.

Bis auf die Werte Engels liegen meine Angaben für die spezifische Oberfläche niedriger als die der älteren Untersucher. Dies erklärt sich sofort mit den angeführten Argumenten von Elze und Hennig.

Es bestätigt sich aber die Feststellung von Marcus (vgl. auch Dingler), daß ein kleineres Tier eine relativ größere spezifische Oberfläche besitzt. Das kleine Tier hat infolge seiner relativ größeren Körperoberfläche einen höheren Stoffwechsel und damit einen gesteigerten Sauerstoffverbrauch im Vergleich zum großen Tier. Dies zeigt sich auch in der Alveolengröße: Eine kleinere Kugel hat im Verhältnis zum Volumen eine größere Oberfläche (s. bei Marcus, 1937, v. Hayek, 1953).

## 2. Zu den histologischen Befunden

Koellikers Ansicht zufolge ist die nach der Geburt zustande kommende Atmungsdehnung für die Umbildung der schon in der Fetalzeit abgeplatteten Epithelzellen (Stieda, 1878) zu kernlosen Platten von Bedeutung.

Diese Meinung vertrat auch Jalan de la Croix (1883): Die erste inspiratorische Flächenausdehnung des ursprünglich gleichmäßig kubischen Epithels der Alveolen ist für dessen Umformung zu dem ungleichmäßig strukturierten Epithel Koellikers verantwortlich. Ähnlich äußern sich andere ältere Autoren, wie Mandl, Colberg, Schulze, Stieda, Gedholt, Mirto, Marshall (s. bei Clara) oder Addison and How (s. bei Bargmann).

Extrem vertritt Fischel diese Ansicht noch 1929 in seinem Lehrbuch: „Die ersten Atemzüge führen rasch Änderungen in der Struktur der Lunge hervor: Durch die eingeatmete Luft wird der Druck an der Innenseite der Bronchenwände größer als an ihrer Außenseite, wodurch an den feineren Bronchen plötzlich die Alveolen entstehen und das dicke Alveolarepithel zum dünnen respiratorischen Epithel wird.“ Eine ähnliche Ansicht findet man auch noch bei Schulha (1933).

Dagegen beobachtete schon Ogawa (1920) beim Kaninchenembryo abgeplattete Epithelzellen in den Alveolen und Zellkerne mit Pyknose und Karyorrhesis auch vor Beginn der Atmung. Aus diesen abgeflachten Elementen sollten dann die kernlosen Platten (Koelliker) entstehen. Daher kämen grobmechanische Faktoren wie Dehnung und Zerrung für die Plattenentstehung und auch für die diskontinuierliche Epithelanordnung nicht in Frage. Allein das aktive Wachstum der Alveolenwände und Kapillaren führe die Abplattung herbei.

Auch Faure-Fremiet, Dragiou et du Vivier de Streel (1920) kamen bei ihren Untersuchungen zu dem Schluß, daß Wachstumsvorgänge, nicht aerodynamische Kräfte, die Ausdifferenzierung des respiratorischen Epithels verursachten.

Bensley and Groff (1935) beobachteten an Rattenlungen die vor der Geburt einsetzende Abflachung des Alveolarepithels, Hochheim (1903) und Szlavik (1932) bestätigten dies für den menschlichen Fetus und Neugeborenen.

Auch Seemann (1929) beobachtete Abflachung des Alveolarepithels schon vor der Geburt. Er stellt fest, die Vorgeburtsstadien



seien so weit ausgebildet, daß der Unterschied gegen die Lungen eines Neugeborenen nur in dem verschiedenen Dehnungsgrad gegeben sei, ein Befund, der mit unserem vollkommen übereinstimmt. Auf jeden Fall sei das Alveolarepithel zu inselartigen Gruppen zurückgebildet.

So kann z. B. nach Untersuchungen von Siracusa (1929), Lambertini (1932) und Alice (1933) das Alveolarepithel menschlicher Feten schon zu Beginn des 6. Embryonalmonats diskontinuierlich sein. Diese Veränderungen beruhen ausschließlich auf biologischen Ursachen (Lambertini). Trotzdem sind zur Zeit der Geburt, wie wir schon feststellten, noch Pneumomeren vorhanden, deren „histophysiologische Umdifferenzierung (Heidenhain) zu Alveolen noch nicht sinnfällig in Erscheinung getreten ist“ (Bender, 1925).

Costa (1932) beschreibt im 6. Embryonalmonat drei Alveolentypen: Alveolen mit kontinuierlichem kubischem Epithel; solche mit unregelmäßigem, abgeplattetem lamellenartigem Epithel; Alveolen mit teilweise nackten Blutkapillaren.

Nach Aschoff (1935) geht der Umbau der von geschlossenem Epithel ausgekleideten Alveolenwände unter dem Bilde der sog. Myelinisation vonstatten. Durch Myelinmassen sind dann Bezirke mit fetalen Atelektasen ausgezeichnet.

In ausführlichen, genauen Untersuchungen geht Clara (1936) auf das Problem der Histogenese des Alveolarepithels ein. Er findet mit der Zunahme des epithelialen Anteils schließlich ein Mißverhältnis im Wachstum zwischen Epithel und Bindegewebe. Dieses verursacht ein Auseinanderweichen der Epithelzellen. Sie liegen nunmehr einzeln oder zu kleineren Gruppen von 5 bis 6 Elementen vereint. Auf Grund von histochemischen Versuchen kommt Clara zu dem Schluß (in Übereinstimmung mit Faure-Fremiet, Dragiou et du Vivier de Streel [1920], Stewart [1923], Seemann [1929] und Dogliotti e Amprino [1932]): Abflachen und Auseinanderweichen der ursprünglich zusammenhängenden kubischen Epithelschicht wird eingeleitet durch ziemlich ausgedehnte fettige Degeneration vieler Alveolarzellen, die bereits vor Beginn des extrauterinen Lebens vollzogen ist. Die durch die ersten Atemzüge ausgelöste Entfaltung des Lungenparenchyms hat keinen wesentlichen Anteil an der Abflachung des Epithels, höchstens daß diese Erscheinung dadurch noch eine stärkere Ausprägung erfährt. Dies ergab sich ja auch aus meinen Befunden.

„Die grobmechanischen Vorstellungen der älteren Zeit über das Zustandekommen der Epithelabflachung in den Lungenalveolen müssen wir demnach ablehnen und dafür die Tatsache eines komplizierten Umbaues des Lungengewebes im Laufe der embryonalen Entwicklung herausstellen“ (Seemann, 1931).

Zu solchen Schlußfolgerungen kommt auch Mathis (1936), etwa gleichzeitig mit Clara, auf Grund seiner Befunde bei einer menschlichen Frühgeburt, die 75 Minuten gelebt hatte. Er fand neben deutlich abgeplattetem Alveolarepithel an manchen Stellen noch vollkommenen Überzug der Lufträume mit isoprismatischem Epithel. Ausdrücklich betont er, daß die Lunge dabei voll entfaltet war. Sie bot ein anderes Bild als bei einem Fetus dieses Alters. An vereinzelt Zellen fand auch Mathis Zeichen des nahen Untergangs (Kernpyknose, Vakuolisierung). Manchmal ragten die Kapillaren zwischen die Fußteile der Epithelzellen vor, teilweise wurden diese dadurch unten auseinandergedrängt, während sie oben noch z. T. zusammenhingen (vgl. v. Hayek). Daß Mathis trotz der weitgehenden Entfaltung dieser Frühgeborenenlunge sonst keine wesentlichen Epithelveränderungen finden konnte, wertet er als Zeichen dafür, daß es durch die Dehnung nur zu einer Entfaltung der Luftkammern gekommen sei. Damit könne wohl kaum eine ausgiebige Dehnung der Luftkammerwandungen verbunden sein. Die Umbildung des Epithels müsse also unabhängig von der Dehnung vor sich gehen.

Engel (1950) wiederum stellt fest, daß 2 bis 3 Monate zu früh geborene Kinder mit einem bläschenförmigen, oft dilatierten Azinus atmen. Dabei bestehe keine Ähnlichkeit mit dem Azinus eines Neugeborenen. Dies zeigte sich auch bei meinen Untersuchungen.

v. Hayek (1953) hebt die wichtige Rolle der Kapillaren bei der Differenzierung des Alveolarepithels hervor. Sie erfolge erst kurz vor der Geburt. Das Wesentliche an diesem Umbau ist nach v. Hayeks Ansicht die Lageänderung der Kapillaren zu den Epithelien und damit zur Lichtung (Bremer, 1904; Stewart, 1923; Lambertini, 1931; Dogliotti e Amprino, 1932; Mathis, 1936; Bizza, 1941). Dies geschieht unabhängig von den ersten Atemzügen. Während ursprünglich die Kapillaren ein Netzwerk in einer Schicht unter der Epithelschicht bilden, legen sie sich später in eine Schicht mit den Epithelzellen. So kommen sie zwischen diese zu liegen. Je nach der Dichte des Kapillarnetzes bleiben die Epithelzellen dann in Gruppen oder einzeln zwischen den Kapillaren liegen.

In den Alveolarsepten wird das zunächst zwischen den Zellschichten liegende Bindegewebe zurückgebildet, so daß schließlich die Kapillaren wie auch viele Alveolarepithelzellen an beide Alveolen angrenzen.

Kurz erwähnt sei nur, daß andere Autoren (Lang, 1930; Policard, 1929; Galli, 1935) überhaupt einen Verlust der entodermalen Epitheldecke annehmen. Diese soll dann durch eine mesodermale Alveolenoberfläche ersetzt werden. Die Untersucher sprechen von einem Zerfall des entodermalen Epithels und einer Mesenchymzugehörigkeit wenigstens der dünnen Platten. Die Mesenchymzellen, die die Alveolarauskleidung übernehmen, sollen zu den Histiozyten oder zum RES gehören.

In meinen Versuchen ließ sich bei älteren Embryonen (40 cm) nach dem 6. Monat kein deutlicher Einfluß der künstlichen Dehnung im Dondersschen Unterdruckraum auf das Epithel beobachten. Die flache Alveolenauskleidung, die sich in den meisten Schnittbildern findet, läßt sich auch bei den ungedehnten Organen nachweisen. Damit beschränkt sich der Effekt der Dehnung hauptsächlich auf eine Erweiterung der luftzuführenden Räume (vgl. Mathis und Engel).

Die Umwandlung des Alveolarepithels muß also schon vor der Geburt in Gang gekommen sein. Andererseits findet man — worin die meisten Untersucher übereinstimmen — zur Zeit der Geburt wie auch nach künstlicher Dehnung an manchen Stellen der Lungen noch die ursprüngliche kubische Epithelauskleidung.

Nach den Untersuchungen von Loeschke (1921) kann dieses kubische Epithel z. T. auch noch in der Erwachsenenlunge beobachtet werden, und zwar, wie mit Abbildungen belegt wird, an der Gabelung eines Bronchiolus terminalis in zwei Äste. Diese verlaufen auf einer Fläche geradlinig und tragen noch Bronchialepithel, während ihre gegenüberliegende Fläche Alveolenausbuchtungen und Alveolarepithel aufweist. Am Bronchiolus respiratorius und den Ductus alveolares findet Loeschke analog einen alveolenlosen Streifen, jeweils an der Stelle, wo die Begleitarterie verläuft (s. auch Husten, 1921). Hier setzt sich hohes zylindrisches oder kubisches Epithel in langem Zug in den Bronchiolus respiratorius und z. T. in den Alveolengang fort (nach v. Hayek fehlt allerdings im Ductus alveolaris der für den Bronchiolus alveolaris charakteristische Epithelstreifen).

Eine Umwandlung des hohen kubischen Epithels in Alveolar-epithelien findet also nach Loeschkes Meinung nur dort statt, wo eine stärkere Dehnung und respiratorische Ausnützung der Wandfläche des Alveolenganges möglich ist. Dagegen behält das Epithel an den durch Anlagerung der Arterie versteiften Stellen der Wandung seinen primitiven kubischen Charakter bei.

Clara (1936) bestätigt, daß in den letzten Verzweigungen des Bronchalbaumes (Bronchuli alveolares) eine geschlossene Lage von nicht flimmernden, niedrig prismatischen bis kubischen Zellen vorhanden ist. In den eigentlich respiratorisch funktionierenden Anteilen (Ductuli alveolares und Alveolen) ist dagegen eine solche geschlossene Zellage nicht mehr nachweisbar. Der Übergang zwischen dem kubischen Epithel und der diskontinuierlichen Alveolenauskleidung erfolgt nach Claras Meinung ziemlich unvermittelt, während v. Hayek einen kontinuierlichen Übergang vom Epithel der Bronchiolen zu dem der Alveolen annimmt.

Nach den eigenen Befunden muß ich mich der Ansicht Claras anschließen; denn ich sah vor allem bei den künstlich gedehnten Organen immer einen abrupten Übergang vom kubischen Epithel der letzten Bronchalverzweigungen zum abgeplatteten Alveolar-epithel.

Alles würde demnach dafür sprechen, daß Dehnung der Alveolenwand ihre Umwandlung vom kubischen zum platten Epithelbelag zwar nicht bewirkt, aber doch begünstigt. Eine derartige vermittelnde Ansicht wäre auch mit meinen Befunden bei frühen Stadien in Einklang zu bringen. Dort ließ sich ja eine Abplattung des noch hohen kubischen Epithels in kontinuierlichem Zusammenhang nach künstlicher Dehnung deutlich beobachten. Die Kontinuität des Epithelbelags blieb aber auch nach Dehnung gewahrt.

Die Alveolarepithelzellen könnten also durch die Dehnung dazu angeregt werden, sich nach den oben erörterten Vorgängen dann aktiv umzubilden: Die Alveolen verlieren durch degenerative Vorgänge (Verfettung, s. Clara, oder Myelinisation, s. Aschoff) oder Wachstumsprozesse (Vorsprossen der Kapillaren zwischen die Epithelzellen, s. Mathis, v. Hayek) ihren Zusammenhang, es bleiben „Nischenzellen“ (Clara, Macklin) übrig. Diese werden als platt (Orsos), kubisch (Koelliker), prismatisch (Clara, Bargmann), abgerundet (Seemann) oder unregelmäßig mit Fortsätzen (Bremer, Dogliotti e Amprino, Policard) beschrieben. Die



Umbildung der fetalen Alveolenauskleidung ist kurz vor der Geburt schon fast abgeschlossen, es kommt beim ersten Atemzug nur mehr zu einer Entfaltung der Lufträume. Dabei wird sich die Lunge von kräftigen, gesunden Neugeborenen sofort in allen Teilen füllen können, wenn auch die Füllung vielleicht noch nicht das höchstmögliche Maß erreicht. Es gibt aber sicher auch eine Anzahl von Kindern, bei denen dieser Vorgang in Schüben abläuft, wo also einzelne Lungenbezirke zunächst noch mehr oder minder atelektatisch bleiben.

Wie kann nun aber eine Dehnung während des embryonalen Lebens möglich sein und den Anstoß zu einer Umbildung des Epithels geben? Meine Versuche mit künstlicher Dehnung von Embryonungen stellen ja zunächst einen unphysiologischen Vorgang dar.

Es gibt aber auch eine physiologische Dehnung der fetalen Lunge: Reifferscheid (1941) hat in überzeugenden Versuchen gezeigt, daß der Embryo im Mutterleib „Atembewegungen“ ausführt. Diese schon von Winslow (1787) und später besonders von Ahlfeld (1888, 1890, 1905) vertretene Ansicht, die in der Folgezeit immer wieder bestätigt oder bestritten wurde, darf nach den Versuchen Reifferscheids gesichert erscheinen: Er konnte Röntgenkontrastmittel, das intrauterin in den Amnionsack injiziert worden war, nach einiger Zeit in den Lungen des Feten sicher nachweisen. Bei histologischen Untersuchungen dieser Lungen fanden sich (in Bestätigung der Befunde von Hochheim, 1903; Szlavik, 1932, und v. a. Cammerer, 1938) in den Alveolenlichtungen aus dem Fruchtwasser stammende Epithelien. Außerdem waren die Alveolen mit Kontrastmittel angefüllt. Das Epithel der erweiterten Alveolen war abgeflacht, während daneben Partien von nicht oder wenig entfalteten Alveolen zu sehen waren, die ein höheres kubisches Epithel aufwiesen. Das Röntgenkontrastmittel war, wie Resorptionsversuche bei Tieren zeigten, durch länger dauernde Atmung in den Alveolen angereichert worden, nicht durch einen Reiz *sub finem* aspiriert. Eine passive Einschwemmung des Fruchtwassers kann ausgeschlossen werden, da kein Druckunterschied zwischen Frucht und umgebender Flüssigkeit besteht. Bei einer toten Frucht ist die Darstellung der Lunge nach der beschriebenen Methode nicht möglich.

Im Tierversuch konnte Reifferscheid sogar unter dem Röntgenschild nach Kontrastmittelinjektion Bewegungen des fetalen

Lungen-Schattenbildes im Sinne einer Vergrößerung bzw. Verkleinerung direkt beobachten.

Er betont in seiner Arbeit die große Bedeutung dieser intrauterinen Atembewegungen für die Ausbildung der Lunge selbst, die schon Staemmler (1935) mit Vorbehalt angenommen hatte, nicht zuletzt für die Entwicklung der Alveolen, insbesondere der diese auskleidenden Epithelien. Auch Wetzell (1938) meint, die Bedeutung des aufgenommenen Fruchtwassers zur Entfaltung der Alveolen anerkennend, diese habe an der vorgeburtlichen Ausbildung des respiratorischen Epithels einen Anteil. Dafür würde ja auch sprechen, daß sowohl die intrauterinen Atembewegungen wie die Umbildung des Alveolarepithels etwa mit dem 6. Embryonalmonat beginnen. Auch das junge elastische Gewebe entwickelt sich von diesem Zeitpunkt an (s. Linser, 1900, u. a.) und ist bis zum Ende des 10. Monats ausgebildet.

Durch die intrauterinen Atembewegungen wird also ein Spannungszustand der Alveolenwand erreicht, danach kommt es zur aktiven Umwandlung der Epithelien. Zunächst wird nur ein Teil der Lunge in die Atembewegungen mit einbezogen, vom 6. Embryonalmonat ab fortschreitend mehr. Jedenfalls vollzieht sich die Umwandlung des Alveolarepithels nicht schlagartig und erstreckt sich nicht gleichzeitig auf alle Teile der Lunge. So können verschiedene Übergangsbilder auch noch bei Früh- und Neugeborenen beobachtet werden.

In diesem Sinn möchte ich nun auch meine Befunde deuten: Wie im intrauterinen Leben durch Fruchtwasseraspiration, so wurde hier im Dondersschen Unterdruckraum mit Luft die Lunge und damit das Alveolarepithel gedehnt. Damit wird aber die Ausgangsposition für die Umwandlung des Epithels geschaffen, die sich erst nach dessen mechanischer Abflachung aktiv vollzieht. Die nun schon abgeplatteten, aber noch zusammenhängenden Zellen werden durch biologische Vorgänge getrennt und bleiben — wie schon beschrieben — in den Nischen zwischen den Kapillaren liegen. Ob sie dabei völlig auseinandergerissen werden (Clemens, Swigart and Kane, Kisch) oder ob sie — wie andere elektronenmikroskopische Untersucher meinen — in feinen Membranen verbunden bleiben (Low, Policard, Bargmann und Knoop), braucht hier nicht weiter erörtert werden.

Jedenfalls ist die Umbildung vor der Geburt in den meisten Abschnitten der Lunge schon abgeschlossen. Ebenso, wie die

Atembewegungen nicht erst durch die Trennung vom mütterlichen Kreislauf ausgelöst werden, so wird auch die Lunge schon vorher vorbereitet und nicht erst durch die ersten Atemzüge ausgebildet. Es brauchen dann nur mehr die bereits mit abgeflachtem Alveolarepithel ausgekleideten Luftkammern entfaltet werden. Dies zeigen auch unsere künstlichen Dehnungsversuche. Das Epithel selbst erfährt keine wesentliche Änderung mehr (vgl. Clara).

Bei der Geburt werden aber nicht sofort alle Ductus alveolares entfaltet, sondern erst allmählich nach und nach. Diesen Befund Reynolds' (1956), der makroskopisch nicht auffällt, sich nur im Schnittbild bemerkbar macht, konnte auch ich bei den künstlich gedehnten Frühgeborenenlungen beobachten.

In den Bezirken nun, die noch zur Zeit der Geburt eine kubische Alveolarepithelauskleidung aufweisen — auch bei der künstlichen Dehnung mit sicher zu hohen Drucken zeigte die Lunge nie durchweg ein abgeplattetes Epithel —, wird nach der Geburt, sobald der Reiz der Dehnung auf sie einwirkt, die Umbildung beginnen. In diesem Sinn dürfen wir auch die Beobachtung von Mathis verstehen: Hier hatte eben die Lunge infolge der kurzen Lebensdauer noch keine Zeit, überall den Epithelbelag der Alveolen nach der Dehnung umzubilden.

Umgekehrt ist eine „Rückdifferenzierung“ des Alveolarepithels zum isoprismatischen Epithel möglich (v. Hayek, 1953), wenn gewisse Lungenbezirke nicht mehr gedehnt werden. So findet die Bildung von einschichtigem kubischem Epithel bei der Entstehung von Atelektasen etwa in der Umgebung tuberkulöser Herde statt, oder bei Entzündungen (Pestpneumonie [Lauche, 1928], lobäre Pneumonie [v. Hayek, 1945]). Auch beobachteten Mayer, Guieyette et Faure-Fremiet (1920) nach Wirkung von Kampfgasen bei Versuchstieren die Umwandlung von Alveolarepithel mittels Zellvermehrung in ein die Alveolen vollständig auskleidendes kontinuierliches Epithel.

E contrario gewänne damit die Meinung an Wahrscheinlichkeit, daß der Dehnungsreiz einen wesentlichen Faktor für die aktive Umbildung des Alveolarepithels darstellt.

In gleichem Sinn lassen sich die Regenerationsversuche deuten: Hilber (1943) z. B. fand, wie schon Tiemann (1936), im reifen Regenerationsgewebe kubische Epithelzellen, die ähnlich wie in der embryonalen Lunge in kontinuierlicher lückenloser Schicht die Lufträume auskleiden. Sie bilden sich dann allmählich zum flachen

Alveolarepithel um. Dabei fand Hilber Abstoßung verfetteter kubischer Epithelzellen, während aus den restlichen das endgültige Alveolarepithel entstand.

Die Meinung Hilbers, daß Art und Weise des regenerativen Wachstums in jeder Hinsicht dem normalen Wachstum entspreche, läßt sich auf unsere Hypothese vom Dehnungsreiz ausweiten. Daß sich kubische Epithelien in der bereits gedehnten Lunge finden (Hilber), spricht meines Erachtens nicht dagegen. Gerade die Dehnung bewirkt ja erst die Umbildung des Epithels. Dies zeigt sich doch auch darin, daß die regenerativen Vorgänge in der Peripherie beginnen (Tiemann) und dann erst auf das Zentrum übergreifen. Die Dehnung bzw. Überdehnung der Lunge ist ja in der Peripherie am größten (Tendeloo, 1931).

Cohn (1939) geht sogar so weit, zu behaupten, das postnatale Lungenwachstum sei nur an die mechanische Stimulierung durch den Wechsel im „Zug“ gebunden. Dieser werde bewirkt durch die Veränderungen des Thoraxraumes, den die Lunge füllen muß. Im Hinblick auf die Regeneration meint Cohn, Lungenzuwachs sei nur die Antwort auf mechanische Reize und übersieht dabei, daß zu dem mechanisch-funktionellen Reiz noch die biologisch festgelegten aktiven Wachstumsfaktoren hinzutreten müssen.

### Zusammenfassung

1. An 43 Lungen von menschlichen Embryonen, Früh- und Neugeborenen wurde die „innere Oberfläche“ der Lunge nach der Hennigischen Methode bestimmt. 13 Organe verschiedener Altersstufen waren vorher im Dondersschen Unterdruckraum maximal gedehnt worden.

2. Das Lungenvolumen, bestimmt nach dem Archimedischen Prinzip, zeigt während des embryonalen Lebens eine geradlinige Beziehung zum Körperwachstum. Nach dem 6. Embryonalmonat wächst die Lunge etwas schneller.

3. Auch die „innere Oberfläche“ der gedehnten wie ungedehnten Lungen wächst proportional zur Körperentwicklung.

4. Die spezifischen Oberflächen der einzelnen Entwicklungsstufen steigen proportional zur Körperlänge an.

5. In histologischen Untersuchungen konnten für die ungedehnten Organe die Befunde von Bender, Heiß, Clara, Bargmann u. a. bezüglich des Verhaltens des Lungenbäumchens und des Alveolarepithels bestätigt werden.



6. Vor dem 6. Embryonalmonat lassen sich die Alveolar- bzw. Pneumomerenzellen jedoch durch künstliche Dehnung deutlich abplatten. Sie wahren aber ihren kontinuierlichen Zusammenhang.

7. Nach dem 6. Embryonalmonat verliert das Epithel durch Degenerations- und Wachstumsvorgänge seinen Zusammenhang. Künstliche Dehnung weitet nun vor allem die luftzuleitenden Wege aus, steigert nur die Abflachung des Alveolarepithels, löst sie aber nicht aus.

8. Ein Unterschied zwischen schon beatmeten und nicht beatmeten Lungen ließ sich mit oder ohne Dehnung nicht feststellen.

9. Die bisherigen Ergebnisse der Alveolenoberflächenmessungen in der Literatur werden zusammengestellt und mit den eigenen Befunden verglichen. Ein dem Körperwachstum proportionales Ansteigen der Lungen-Meßwerte, insbesondere der „inneren Oberfläche“, wird diskutiert.

10. Die bisherigen Untersuchungen zur Histogenese des Alveolarepithels werden diskutiert.

Es wird vermutet, daß schon vom 6. Embryonalmonat an die Alveolen durch Fruchtwasseraspiration gedehnt werden. Der Spannungszustand der Alveolenwand wird als Reiz, als Auslöser für die aktiv-biologische Umwandlung des Alveolarepithels angesehen. Kurz vor der Geburt ist die Umbildung weitgehend beendet. Für die nun noch „fetalen“ Alveolarepithelien wird der Reiz zur Umbildung von der Atemdehnung geliefert.

An dieser Stelle sei es mir gestattet, Frau Priv.-Doz. Dr. med. E. Chr. Dingler für die Überlassung des Themas und manche Anregung zur Arbeit meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

### Schrifttum

- Addison, T.: Observations on pneumonia and its consequences. Guy's Hosp. Rep. 1843.
- Addison, W. H. F., and H. W. How: On the prenatal and neonatal lung. Amer. J. Anat. 15 (1913) 199.
- Aeby, Chr.: Der Bronchialbaum der Säugetiere und des Menschen. Leipzig 1880.
- Ahlfeld: Über bisher noch nicht beschriebene intrauterine Bewegungen des Kindes. Verh. dtsch. Ges. Gynäk. 2 (1888).
- Beiträge zur Lehre vom Übergange der intrauterinen Atmung zur extrauterinen. Festschr. Carl Ludwig. Marburg 1890.
- Die intrauterine Tätigkeit der Thorax- und Zwerchfellmuskulatur. Intrauterine Atmung. Mschr. Geburtsh. 21 (1905).

- Alice, C.: Contribuzione alla conoscenza della istogenesi del polmone umano. *Monit. zool. ital.* **43**, Suppl. (1933) 323.
- Altmann, K.: Experimente und Überlegungen zur Frage des Pleura-druckes. *Z. exp. Med.* **125** (1955) 196.
- Arthus: zit. bei Bargmann.
- Aschoff, L.: Über den Lungenazinus. *Frankf. Z. Path.* **48** (1935) 449.
- Bargmann, W.: Die Lungenalveole; in v. Moellendorf: *Handb. d. mikr. Anat. d. Menschen*, V/3, Springer, Berlin 1936.
- Bensley, S. H., and M. B. Groff: Changes in the alveolar epithelium of the rat at birth. *Anat. Rec.* **64** (1935) 27.
- Bender, W.: Über die Entwicklung der Lungen. *Z. Anat. Entw.-Gesch.* **75** (1925) 639.
- Bizza: Lunge bei angeborener Atresie der Luftwege. *Virchows Arch.* **307** (1941) 515.
- Braus, H., C. Elze: *Anatomie des Menschen*, Bd. II, 3. Aufl., Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1956.
- Bremer, J. L.: On the lung of the opossum. *Amer. J. Anat.* **3** (1904) 67.
- Postnatal development of alveoli in the mammalian lung in relation to the problem of the alveolar phagocyte. *Contrib. to Embryol.* **25** (1935) 83.
- Broman, J.: Zur Kenntnis der Lungenentwicklung. *Anat. Anz.* **57** Erg.-H. (1923) 63.
- Cammerer, J.: Beiträge zur Frage der Fruchtwasser-Aspiration. *Z. ges. gerichtl. Med.* **29** (1938) 333.
- Clara, M.: Vergleichende Histobiologie des Nierenglomerulus und der Lungenalveole. Nach Untersuchungen beim Menschen und beim Kaninchen. *Z. mikr. anat. Forsch.* **40** (1936) 147.
- Clemens, H. J.: Untersuchungen über das maximale Lungenluft-Volumen. Ein Beitrag zum Problem des postnatalen Lungenwachstums. *Morph. Jb.* **95** (1955) 447.
- Beitrag zur Histobiologie der Lungenalveole. *Verh. anat. Ges.* **53** (1957) 195.
- Cohn, R.: Factors affecting the postnatal growth of the lung. *Anat. Rec.* **75** (1939) 195.
- Colberg, A.: Beiträge zur normalen und pathologischen Anatomie der Lungen. *Dtsch. Arch. klin. Med.* **2** (1866).
- Costa, A.: Ricerche sulla embriogenesi dell' alveolo e sulla granulopessia nel polmone fetale in riferimento ai moderni problemi dell' alveola polmonare. *Sperimentale* **86** (1932) 505.
- Dawes, G. S.: Der Kreislauf beim Neugeborenen. *Triangel (Sandoz)* **3** (1958) 271.
- Dingler, E. Chr.: Wachstum der Lunge nach der Geburt. Untersuchungen an *Felis domestica*. *Acta anat.*, Suppl. **30** (1958).
- Dogliotti e Amprino: Ricerche sulla struttura dell' alveolo polmonare. *Arch. ital. Anat.* **30** (1932) 1.
- Donders, F. C.: Beiträge zum Mechanismus der Respiration und Zirkulation im gesunden und kranken Zustande. *Z. rat. Med.*, N. F. **3** (1853) 287.

- Elze, C., und A. Hennig: Die inspiratorische Vergrößerung von Volumen und Oberfläche der menschlichen Lunge. *Z. Anat. Entw.-Gesch.* **119** (1956) 457.
- Engel, St.: Die Lunge des Kindes. Wachstum, Anatomie, Physiologie und Pathologie in den verschiedenen Altersperioden. Thieme, Stuttgart 1950.
- Faure-Fremiet, A., Dragiou et de Vivier du Streel: La croissance du poumon fetal chez le mouton et les variations concomitantes de sa composition. *C. r. Acad. Sci. Paris* **171** (1920).
- Fischel, A.: Lehrbuch der Entwicklung des Menschen. Springer, Wien und Berlin 1929.
- Galli, R.: Ricerche embriologiche sul rivestimento dell' alveolo polmonare nell' uomo. *Arch. ital. Anat.* **34** (1935) 376.
- Gedholt: zit. bei Clara.
- Gertz, H.: Über die Größe der Atmungsoberfläche der Lungen. *Z. Biol.* **88** (1928) 172.
- Hatai, S.: On the weights of the abdominal and thoracic viscera, the sex glands, ductless glands and the eyeballs of the albino rat (*Mus norvegicus albinus*) according to the body weight. *Amer. J. Anat.* **15** (1913) 87.
- Hayek, H. v.: Die Läppchen und Septa interlobaria. *Z. Anat. Entw.-Gesch.* **110** (1940) 405.
- Bau und Funktion der Alveolarepithelien. *Anat. Anz.* **93** (1941) 129.
- Die menschliche Lunge. *Erg. Anat.* **34** (1945) 144.
- Die menschliche Lunge. Springer, Berlin 1953.
- Heidenhain, M.: Über die teilungsfähigen Drüseneinheiten oder Adenomeren. *Arch. Entw.-Mechan.* **49** (1921).
- Heiß, R.: Der Atmungsapparat; in v. Moellendorff: *Handb. d. mikr. Anat. d. Mensch.*, **V/3**, Springer, Berlin 1936.
- Hennig, A.: Bestimmung der Oberfläche beliebig geformter Körper mit besonderer Anwendung auf Körperhaufen im mikroskopischen Bereich. *Mikrosk.* **11** (1956) 1.
- Kritische Betrachtungen zur Volumen- und Oberflächenmessung in der Mikroskopie. *Zeiss-Werkzschr.* **30** (1958) 78.
- Hilber, H.: Über die Fehlerquellen bei der Bestimmung der respiratorischen Oberfläche. *Biol. Zbl.* **53** (1933) 601.
- Über das Wesen der regenerativen Lungenhyperplasie. *Z. Anat. Entw.-Gesch.* **112** (1943) 488.
- Hochheim, K.: Über einige Befunde in den Lungen von Neugeborenen und die Beziehung derselben zur Aspiration von Fruchtwasser (*Festschr. f. Orth.*, Berlin 1903), *Zbl. Path.* **14** (1903).
- Huschke, in v. Sömmering: Vom Bau des menschlichen Körpers **5**, Leipzig 1844.
- Husten, K.: Über den Lungenazinus und den Sitz der azinösen phthisischen Prozesse. *Beitr. path. Anat.* **68** (1921).
- Jalan de la Croix: Die Entwicklung des Lungenepithels beim menschlichen Fetus und der Einfluß der Atmung auf dasselbe. *Arch. mikr. Anat.* **22** (1883).
- Kisch, B.: Electron microscopic investigation of the lungs (capillaries and specific cells). *Exper. Med. a. Surg.* **13** (1955) 101.

- Koelliker, A.: Epithel der menschlichen Lungenalveolen. Sitzgber. physik.-med. Ges. Würzburg 1880.
- Krogh, A.: Anatomie und Physiologie der Capillaren. 2. Aufl., Berlin 1929.
- Kulenkampff, H.: Bestimmung der inneren Oberfläche einer menschlichen Lunge. Z. Anat. Entw.-Gesch. **120** (1957) 198.
- Lambertini, G.: L'epitelio polmonare prima e dopo la nascita. Boll. ital. Biol. sper. **6** (1931).
- Le modificazioni morfologiche dell'epitelio polmonare prima e dopo la nascita nell'uomo e nei mammiferi. Arch. di Antrop. Crimin. **52** (1932).
- Lang, F. I.: Über die Alveolarphagozyten der Lunge. Virchows Arch. **275** (1930).
- Lauche, A.: Entzündungen der Lunge; in Henke-Lubarsch: Handb. d. path. Anat., **III/1**, Springer, Berlin 1928.
- Linser, P.: Über den Bau und die Entwicklung des elastischen Gewebes der Lunge. Anat. Hefte **13** (1900) 307.
- Loeschke, H.: Die Morphologie des normalen und emphysematösen Azinus der Lunge. Beitr. path. Anat. **68** (1921) 213.
- Low, F. N.: The pulmonary alveolar epithelium of laboratory mammals and man. Anat. Rec. **117** (1953) 241.
- Macklin, Ch. C.: Pulmonic alveolar epithelium. J. Thorac. Surg. **6** (1936) 82.
- Malpighi: zit. bei Bargmann.
- Marcus, H.: Lungenstudie V. Vergleichende Untersuchungen über die respiratorische Oberfläche und ihr Verhältnis zum Körpergewicht. Morph. Jb. **59** (1928) 561.
- Lungen; in Bolk-Göppert-Kallius-Lubosch: Handb. d. vgl. Anat., **III**, Urban & Schwarzenberg, Berlin-Wien 1937.
- Marshall: zit. bei Clara.
- Mathis, J.: Kann von einem formändernden Einfluß der Luftatmung auf das Alveolarepithel mit Recht gesprochen werden? Anat. Anz. **83** (1936) 310.
- Mayer, A., A. Guieyette et E. Faure-Fremiet: Lésions pulmonaires de terminées de gaz suffocant. C. r. Soc. Biol. Paris **170** (1920) 1289.
- Mirto: Sull'atelectasia secundaria postmortale dei polmone dei neonati. Giorn. Med. leg. **1901**.
- Müller, A.: Bemerkungen zum Gasaustausch in den Lungen. Helvet. physiol. Acta **3** (1945).
- Noback, C. J.: The lineal growth of the respiratory system during fetal and neonatal life as expressed by graphic analysis and empirical formulae. Amer. J. Anat. **36** (1925) 235.
- Ogawa, C.: Contributions to the histology of the respiratory spaces of the vertebrate lungs. Amer. J. Anat. **27** (1920) 333.
- Orsos, F.: Das Epithel der Lungenalveolen. Zbl. Path. **57** (1931) 81.
- Policard, A.: Les nouvelles idées sur la disposition de la surface respiratoire pulmonaire. Presse med. **1929** II, 205.
- Précis d'histologie physiologique. 5. Ausg., G. Doin & Cie Editeurs, Paris 1950.
- Le poumon. 2. Aufl., Masson & Cie., Paris 1955.



- Rahn, J.: Über den Einfluß der Fixierung und der Wässerung auf die Struktur des Lungengewebes. *Z. wiss. Mikrosk.* **61** (1953) 386.
- Reifferscheid, W.: Physiologische Atembewegungen und Lungenfunktion beim Fetus. *Z. Geburtsh.* **122** (1941) 316.
- Reißeisen, F. D.: Über den Bau der Lungen. Berlin 1822.
- Reynolds, S. R. M.: The fetal and neonatal pulmonary vasculature in the guinea pig in relation to hemodynamic changes at birth. *Amer. J. Anat.* **98** (1956) 97.
- Romeis, B.: Taschenbuch der mikroskopischen Technik. 14. Aufl., Oldenburg, München-Berlin 1943.
- Rossignol: Recherches sur la structure intime du poumon de l'homme. Thèse Bruxelles 1846.
- Schulha, M.: Zur Frage des respiratorischen Epithels. *Z. Zellf. mikr. Anat.* **17** (1933) 199.
- Schulze, Fr. E.: Beitrag zur Anatomie der Säugetierlungen. Sitzg.-Ber. K. Preuß. Akad. d. Wissensch. **VI** (1906).
- Seemann, G.: Über den feineren Bau der Lungenalveole. *Beitr. path. Anat.* **8** (1929).
- Histobiologie der Lungenalveole. Gustav Fischer, Jena 1931.
- Short, R. H. D.: Aspects of comparative lung growth. *Proc. roy. Soc. B* **140** (1952) 432.
- Siracusa, V.: La questione dei rivestimento dell' alveolo polmonare da punto di vista istodocimastico. *Arch. ital. Anat. e Ist. Pat.* **2** (1931).
- Staemmler, M.: Die Bedeutung der elastischen Fasern in den Lungenalveolen von Neugeborenen für Klinik und gerichtlich-medizinische Beurteilung. *Dtsch. Z. gerichtl. Med.* **25** (1935).
- Stewart, F. W.: An histogenetic study of the respiratory epithelium. *Anat. Rec.* **25** (1923) 181.
- Stieda: Einiges über den Bau und die Entwicklung der Säugetierlungen. *Z. Zool.* **30**, Suppl. (1878) 106.
- Swigart, R. H., and D. J. Kane: Electron microscopy observations of pulmonary alveoli. *Anat. Rec.* **118** (1954) 57.
- Szlavik, F.: Über Lungenveränderungen bei Neugeborenen mit besonderer Berücksichtigung der Fruchtwasseraspiration. *Beitr. path. Anat.* **89** (1932) 40.
- Tendeloo, N. Ph.: Studien über die Entstehung und den Verlauf der Lungenkrankheiten. II. Aufl., 1931.
- Terni, T.: Istobiologia del polmone. *Minerva med. (it.)* 1930.
- Tiemann, F.: Wachstum und Hypertrophie der Lunge von Mensch und Tier. *Verh. dtsch. Ges. inn. Med.* **48** (1936) 217.
- Wesener, F.: Über die Volumenverhältnisse der Leber und der Lungen in den verschiedenen Lebensaltern. *Med. Diss.* Marburg 1879.
- Wetzel, G.: Die Luftröhre und die Lungen des Kindes; in Peter-Wetzel-Heiderich: *Handb. d. Anat. d. Kindes I*, Bergmann, München 1938.
- Winslow: zit. bei Reifferscheid.

Gerhard Neuhäuser  
Anatom. Institut d. Univ.  
München, Pettenkoferstr. 11

## Variationen der Ansa Galeni beim Menschen<sup>1</sup>

Von

**K. Hoffmann**

Mit 11 Abbildungen

(Eingegangen am 14. September 1959)

### Einleitung

Kehlkopf, Luftröhre und Lungen werden im ventralen Umfang des Rumpfdarmes angelegt. Aus der mesenchymalen Umhüllung der Kehlkopfanlage entstehen die Knorpel, die Muskeln und die bindegewebigen Schichten des Kehlkopfes. Sein Skelett ist von den Knorpelspangen des 4. und 5. Schlundbogens abzuleiten, wofür ein accessorisches Loch am Schildknorpel vielleicht ein Zeichen sein mag (Foramen thyreoideum). Unter und hinter diesem schützenden Schild liegt die eigentliche Stütze des Kehlkopfes, der Ringknorpel. Auf der oberen, nach ventral abfallenden Kante seiner dorsalen Platte, die den Speiseröhrenmund nach vorn begrenzt, bewegen sich gelenkig verbunden die beiden Gießbeckenknorpel (Aryknorpel), durch welche die eigentliche Bewegung der Stimmbänder erfolgt.

Ihrer Phylogenese entsprechend stellt die Muskulatur des Kehlkopfes einen branchiogenen Sphincter dar, der von den Kiemenbogenerven innerviert wird, im Gegensatz zu den dem Zungenbein zugehörigen Hebern und Senkern des Kehlkopfes, welche somatischer Herkunft sind und somit von den Cervicalnerven versorgt werden. Vom ursprünglichen Sphinctersystem ist nur der *M. cricothyreoideus* und der *M. constrictor pharyngis inferior* erhalten. Ihre Innervation erfolgt durch den 4. Kiemenbogenerv, den *R. externus* des *N. laryngeus cranialis*. Bei den Vertebraten hat sich

---

<sup>1</sup> Angeregt durch Herrn Privatdozent Dr. Anton Mayet.

noch ein zusätzlicher innerer Sphincter entwickelt, *M. sphincter laryngis internus*, aus dem sich alle inneren Kehlkopfmuskeln ableiten. Ihr Gesamtfaserverlauf weist auf die ursprüngliche Funktion hin. In den inneren Sphincter sind die Aryknorpel eingeschaltet. Sie bilden die Voraussetzung für die Entstehung des Phona-tionsorgans. Innerviert wird der innere Sphincter vom *N. recurrens*.

Daß schon von diesem einfachen und klaren Innervationsschema der Kehlkopfmuskulatur Abweichungen bestehen, wie z. B. Untersuchungen von Mayet über eine Mitversorgung des *M. cricothyreoideus* vom *N. laryngeus caudalis* deutlich zeigen (ebenso Henle), mag die Problematik der Innervation der Kehlkopfmuskulatur im einzelnen und die Schwierigkeiten ihrer genauen Erforschung anzeigen. Dieser Umstand könnte vielleicht die sich oft widersprechenden Ergebnisse exakter Arbeiten erklären.

Zunächst sei kurz der Weg der beiden Kehlkopfnerve nach ihrem Austritt aus dem *N. vagus* beschrieben (nach von Lanz-Wachsmuth): Der *N. laryngeus cranialis* geht vom unteren Pol des Ganglion nodosum medial von der *A. carotis interna* zur Membrana hyothyreoidea und teilt sich in den *R. externus*, der zum äußeren Kehlkopfmuskel, dem *M. cricothyreoideus*, und dem kaudalen Schlundschnürer zieht, und in den *R. internus*. Dieser erreicht die Membrana hyothyreoidea zwischen großem Zungenbeinhorn und Oberrand der Schildknorpelplatte. Auf der Membran verläuft er dem Zungenbeinhorn gleichgerichtet nach ventral bis zu seinem Durchtritt durch sie. So gelangt er in den Recessus piriformis und bildet in dessen Schleimhaut die schräg nach innen unten verlaufende *Plica ni. laryngei*. Seine Äste verlaufen unter vielfacher Schlingenbildung zur Schleimhaut der Vallecula glosso-epiglottica, der Epiglottis, des Ober-, Mittel- und Unterstocks des Kehlkopfinnenraums, des Mesopharynx und eines kleinen Bezirks der Rachenfläche des Stellknorpels und der Ringknorpelplatte im Hypopharynx. Sein Endast verbindet sich mit dem *N. laryngeus caudalis* zur Ansa Galeni.

Der *N. recurrens* schlingt sich rechts um die *A. subclavia*, links um den Aortenbogen, um rückläufig den Kehlkopf zu erreichen. Er benutzt als Weg die Rinne zwischen Luftröhre und Speiseröhre, wobei beide Organe Äste erhalten. Sein Endast gelangt als *N. laryngeus caudalis* durch den Ursprung des kaudalen Schlundschnürers an den Kehlkopf und teilt sich hier in einen hinteren und einen vorderen Ast, welche alle inneren Kehlkopfmuskeln versorgen. Ein

weiterer Ast verbindet sich mit dem R. internus des N. laryngeus cranialis in der schon erwähnten Ansa Galeni. Diese Anastomose liegt in typischer Weise der Dorsalfläche des M. cricoarytaenoideus dorsalis auf. Sie kann einfach oder netzartig ausgebildet sein (Lemere). Während sie Nordland nur an 3 von 19 präparierten Kehlköpfen finden konnte, sah sie Lemere an 10 von 12 Präparaten. Pichler und Gisell haben an 100 Präparaten die extralaryngeale Teilung des N. recurrens untersucht. Der meist schwächere, extralaryngeal entspringende Ast wurde als reiner Schleimhautnerv des Hypopharynx identifiziert und bildet den kaudalen Teil der Ansa Galeni. Bekannt ist noch eine zweite Variation (s. von Lanz-Wachsmuth), welche vom R. dorsalis ni. laryngei caudalis und einem innerhalb des M. arytaenoideus oder auch auf der Rückseite dieses Muskels verlaufenden Ast des R. internus ni. laryngei cranialis gebildet wird.

Die Bedeutung der Anastomosen zwischen den beiden Kehlkopfnerven ist umstritten. Lemere bezeichnet sie deshalb als einen noch unbekannten Faktor in der Frage der Kehlkopfinnervation. Die Verhältnisse im Tierreich wurden genauer erforscht (Lemere, Vogel u. a.). Die Mehrzahl der Untersucher konnte in diesen Anastomosen bei Tieren sensible Fasern nachweisen. Wie die Dinge aber beim Menschen liegen, so schreibt Lullies, ist dagegen nicht näher bekannt.

Solange noch Unklarheiten über die Morphologie der Kehlkopfnerven bestehen, ist eine funktionelle Deutung nicht möglich. Ziel unserer Untersuchungen soll deshalb sein, die Variationen der für die Kehlkopfinnervation sicher wichtigen Anastomosen zwischen den beiden Kehlkopfnerven aufzuzeigen und damit die Voraussetzungen für weitere klinische und physiologische Forschungen zu schaffen.

### Material und Methode

Die Untersuchungen wurden an 50 in Formol fixierten Kehlkopfhälften von Erwachsenen beiderlei Geschlechts vorgenommen. Die Präparation selbst erfolgte mit Präpariernadel und Pinzette oder lediglich mit zwei Präpariernadeln unter Sicht des unbewaffneten, myopen Auges (— 2,5 D). Zunächst wurde jeweils der N. laryngeus cranialis an seinem Eintritt in die Membrana hyothyreoidea dicht unterhalb des Zungenbeins aufgesucht und sein Verlauf kaudalwärts bis zu seinen feinen Verzweigungen verfolgt. Um



intramuskuläre Verbindungen zu erfassen, wurden auch Nerven-  
äste vor allem im *M. cricoarytaenoideus dorsalis* und teilweise im  
*M. arytaenoideus* präpariert. Die Freilegung der Nerven im *Recessus*  
*piriformis* und im gesamten seitlichen Weichteilgebiet des  
Kehlkopfinnenraumes ist erst nach Entfernung der *Lamina thy-*  
*reoidea* möglich. Anastomosen in diesem Gebiet wurden wegen des  
zum Teil sehr derben Bindegewebsfilzes nicht ausgehend vom  
*N. laryngeus cranialis*, sondern vom *R. ventralis* des *N. laryngeus*  
*caudalis* aufgesucht. Zur Freilegung dieses Astes mußte der *M.*  
*cricoarytaenoideus lateralis* teilweise gespalten werden. Verfolgt  
man den *R. ventralis* des kaudalen Kehlkopfnerven, so läßt sich  
verhältnismäßig leicht die Abgangsstelle einer etwa vorhandenen  
Verbindung zum *N. laryngeus cranialis* auffinden und diese durch  
das Bindegewebe kranialwärts verfolgen.

### Eigene Ergebnisse

Im Gegensatz zu Lemere und Nordland konnte an allen  
50 Präparaten eine auf der Dorsalseite des Kehlkopfes liegende,  
typische Ansa Galeni einwandfrei dargestellt werden. Sie wird  
regelmäßig gebildet von einem Ast des *N. laryngeus cranialis*, wel-  
cher nach Abgabe von zahlreichen Ästen zum hinteren Teil des  
Kehlkopfgebietes geradewegs kaudalwärts zieht. Er verläuft in der  
Rinne zwischen Ringknorpel und Hinterrand des Schildknorpels  
unter der Schleimhaut und verbindet sich auf der dorsalen Fläche  
des *M. cricoarytaenoideus dorsalis* mit einem Zweig des *N. laryngeus*  
*caudalis*. Dieser verläßt seinerseits den *Recurrensstamm* meist noch  
in der Rinne zwischen Luftröhre und Speiseröhre und zieht unter  
Abgabe zahlreicher Äste zur Schleimhaut des hinteren Kehlkopf-  
bereichs kranialwärts. In 11 Fällen besteht die typische Galen-  
sche Anastomose lediglich aus einer einfachen Verbindung der  
beiden Kehlkopfnerven (Abb. 1). Ihre Stärke ist großen Schwan-  
kungen unterworfen. Sie wird von Hauptästen oder auch nur von  
dünnen Zweigen der Kehlkopfnerven gebildet.

In weiteren 9 Fällen ist die Anastomose nicht so einfach gebaut,  
sondern wird von sich zum Teil netzartig verbindenden Nerven-  
ästen dargestellt (Abb. 2 und 3). Der Verlauf dieser Äste scheint  
keinerlei Gesetzmäßigkeiten unterworfen zu sein. An solchen Prä-  
paraten kann man lediglich den gerade nach kaudal durchlaufenden  
Hauptverbindungsast von den sich verbindenden Nebenästen,  
deren Ausläufer meist in der Schleimhaut des Kehlkopfes enden,

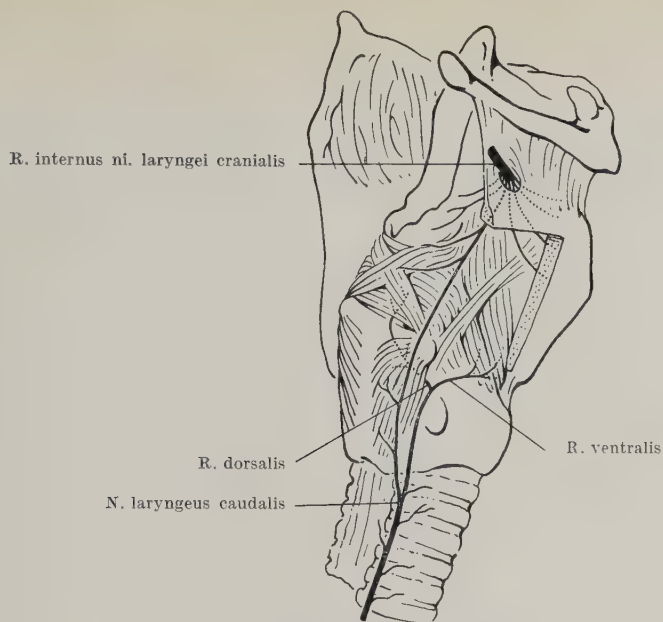


Abb. 1. Typische Ansa Galeni (einfach)

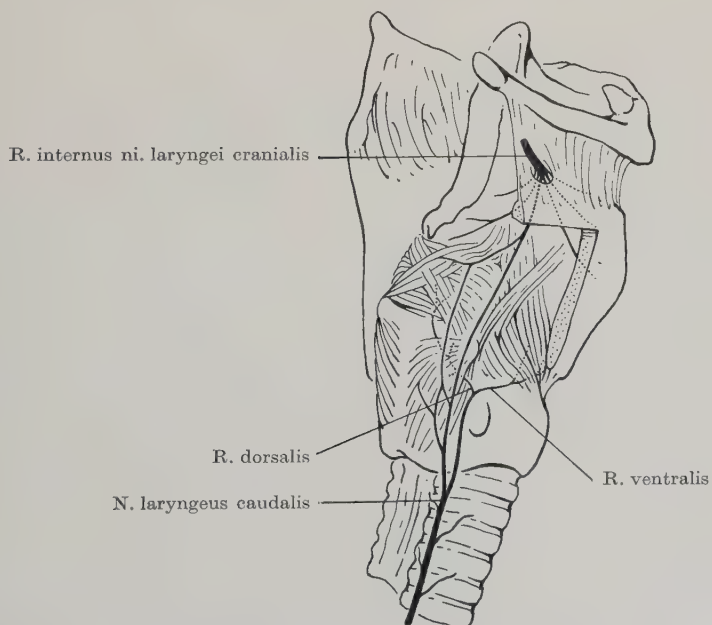


Abb. 2. Typische Ansa Galeni (netzförmig)

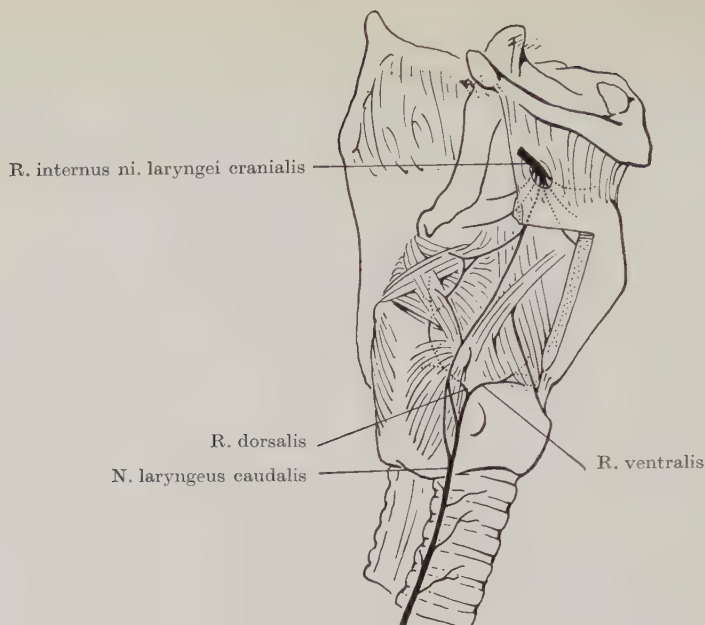


Abb. 3. Typische Ansa Galeni (netzförmig)

unterscheiden. Auch diese netzartigen Formen der Ansa Galeni liegen auf der Rückseite des *M. cricoarytaenoideus dorsalis*. Ihr Recurrensanteil kann auch von zwei unter der Schleimhaut des Recessus piriformis aufsteigenden Ästen gebildet werden (Abb. 3).

An 20 von 50 untersuchten Kehlkopfseiten besteht neben der typischen Ansa Galeni eine weitere Verbindung der beiden Kehlkopfnerven. Sie liegt intramuskulär, dorsal oder ventral des *M. arytaenoideus*. Ihrer Lage nach schlagen wir für sie die Bezeichnung *Anastomosis dorsalis* vor (Abb. 4—7). Der vom *N. laryngeus cranialis* kommende Anteil dieser Anastomose wird von einem oder mehreren Ästen gebildet. Sie entstammen jenen Zweigen des Nerven, welche in Richtung des *M. arytaenoideus* ziehen und die Schleimhaut des Recessus piriformis und der Plica vocalis versorgen. Der vom *N. laryngeus caudalis* gebildete Teil der Anastomose kommt aus dessen dorsalem Ast. Er verläuft in transversaler Richtung vor dem *M. cricoarytaenoideus dorsalis* zum *M. arytaenoideus* und verzweigt sich in ihm und in der benachbarten Schleimhaut. Auch die Form der *Anastomosis dorsalis* ist variabel.

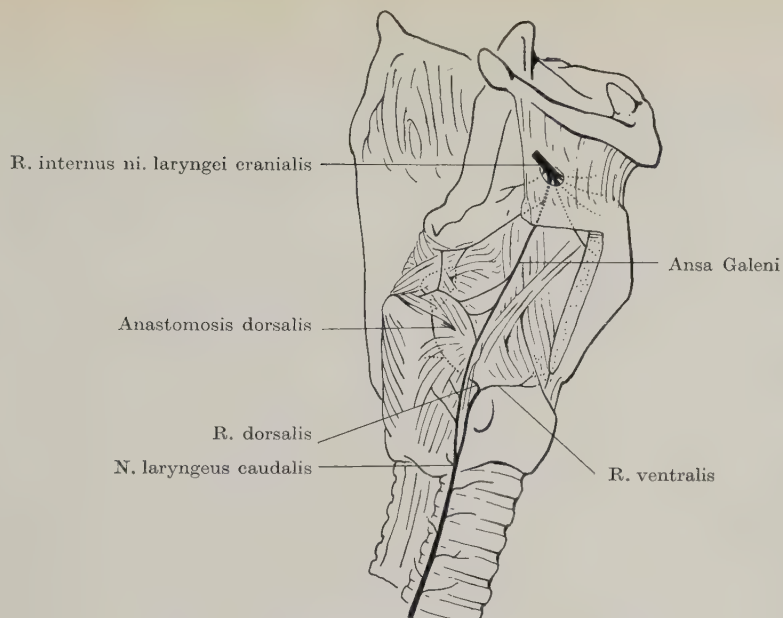


Abb. 4. Typische Ansa Galeni und Anastomosis dorsalis

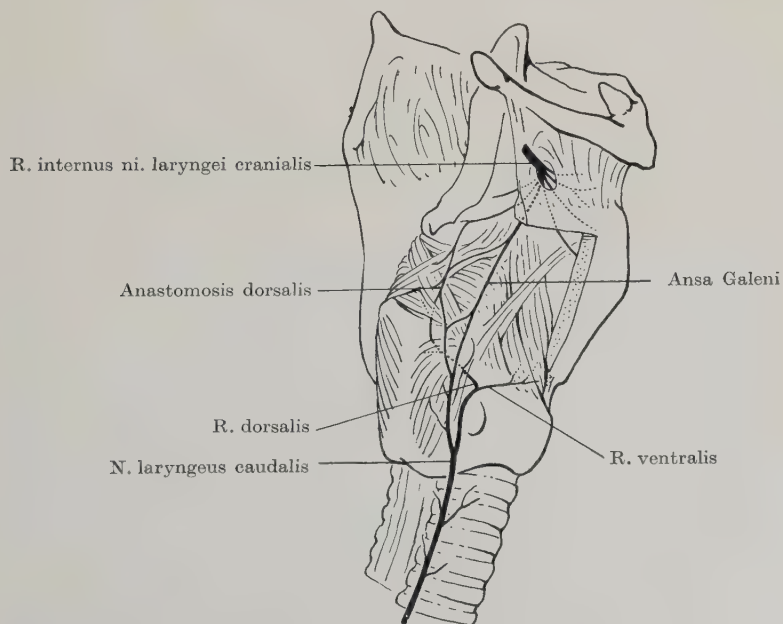


Abb. 5. Typische Ansa Galeni und Anastomosis dorsalis



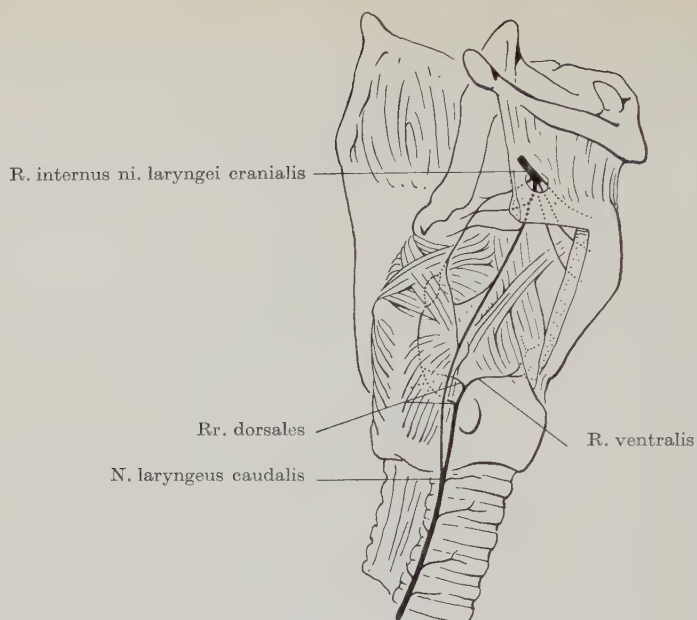


Abb. 6. Typische Ansa Galeni und Anastomosis dorsalis

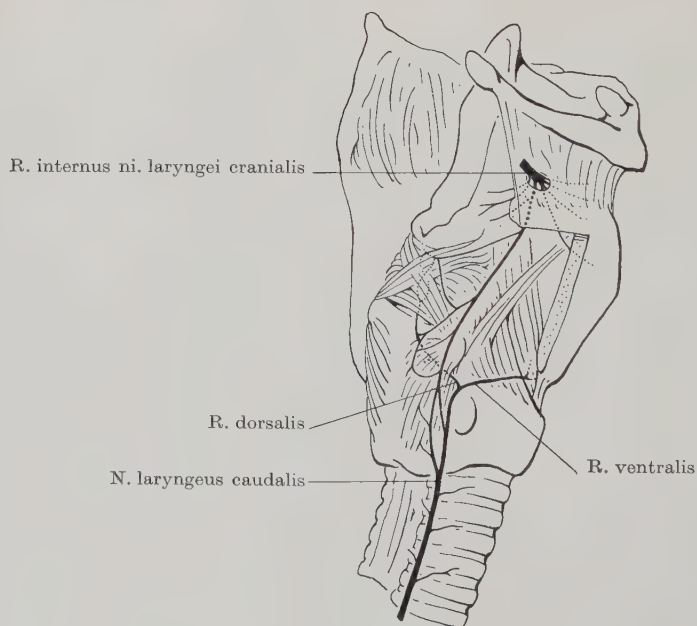


Abb. 7. Typische Ansa Galeni und Anastomosis dorsalis

Sie kann eine einfache Schlinge oder auch ein mehrfaches Netzwerk sein. Manchmal beteiligen sich an der Schlingenbildung noch zusätzliche direkte Äste aus dem kaudalen Schenkel der typischen Ansa Galeni (Abb. 4—7). Wie Abb. 6 zeigt, können auch die Zuschüsse zur dorsalen Anastomose aus dem N. laryngeus caudalis verdoppelt sein. Die präparatorische Darstellung der Anastomosis dorsalis bedarf besonderer Sorgfalt, da ihre Äste meist sehr fein sind. Überdies verlaufen sie oft ventral des M. arytaenoideus, zwischen Muskel und Stellknorpel, oder auch intramuskulär. Die vom R. dorsalis des N. laryngeus caudalis abgehenden Verbindungsäste verlassen diesen erst, nachdem er über die Stellknorpelkante hinweg das Gebiet des M. arytaenoideus erreicht hat.

Hebt man die Schildknorpelplatte vorsichtig vom darunterliegenden Bindegewebe ab, so hat man freien Zugang zu jenen Ästen des N. laryngeus cranialis, welche in transversaler Richtung den Stamm kurz nach dem Durchtritt durch die Membrana hyothyreoides verlassen. Im Bindegewebe zwischen Epiglottis und Schildknorpelplatte, zum Teil im Corpus adiposum laryngis, ziehen sie zur Schleimhaut der Commissura ventralis. Aus diesen Ästen entsteht bisweilen eine weitere, bisher unbekannte Verbindungsschlinge zwischen N. laryngeus cranialis und N. laryngeus caudalis. Von der nach ventral ziehenden Astgruppe des N. laryngeus cranialis verbindet sich in 10 der untersuchten 50 Präparate ein Ast mit dem R. ventralis ni. laryngei caudalis (Abb. 8—11). Die Anastomose verläuft in einem nach ventral konvexen Bogen zwischen Schildknorpelplatte und den inneren Kehlkopfmuskeln im Bindegewebe kaudalwärts. In den R. ventralis des kaudalen Kehlkopfnerven mündet sie kurz vor dessen Endverzweigung ein. Siebenmal (Abb. 11) verläuft die Anastomose unverzweigt. In einem Fall (Abb. 8) geht von ihrem kranialen und kaudalen Schenkel je ein Ast zur Schleimhaut des ventralen Kehlkopfbereichs ab. Beide Äste verbinden sich ihrerseits noch einmal. Abb. 9 zeigt ein Präparat, in welchem aus dem R. anastomoticus kurz vor seiner Einmündung in den R. ventralis des unteren Kehlkopfnerven ein Ast zur Schleimhaut des subglottischen Raumes abzweigt. In einer dritten Variante dieser Anastomose (Abb. 10) kommt ihr kaudaler Schenkel nicht direkt aus dem Hauptstamm des R. ventralis ni. laryngei caudalis, sondern aus einem seiner Muskeläste. Im Unterschied zu der im M. arytaenoideus liegenden Anastomosis dorsalis ist die Nervenverbindung verhältnismäßig stark. Meist ist sie so

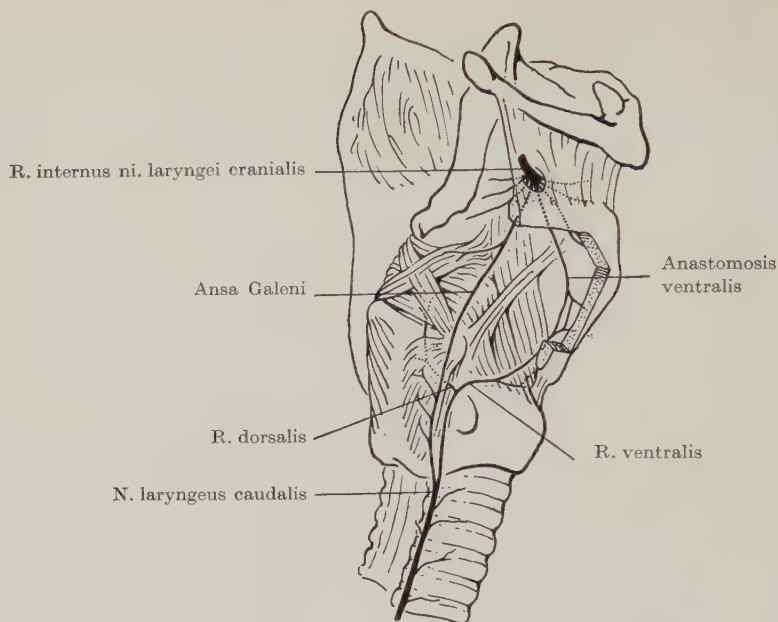


Abb. 8. Typische Ansa Galeni und Anastomosis ventralis

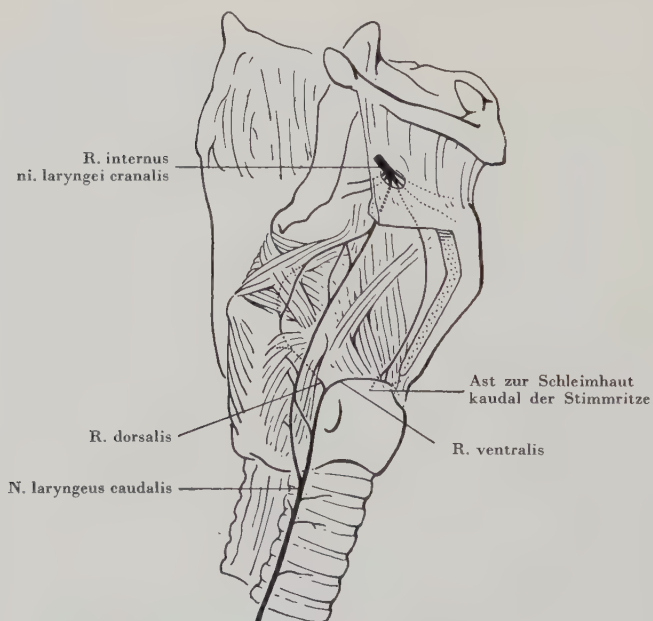


Abb. 9. Typische Ansa Galeni, Anastomosis dorsalis und Anastomosis ventralis

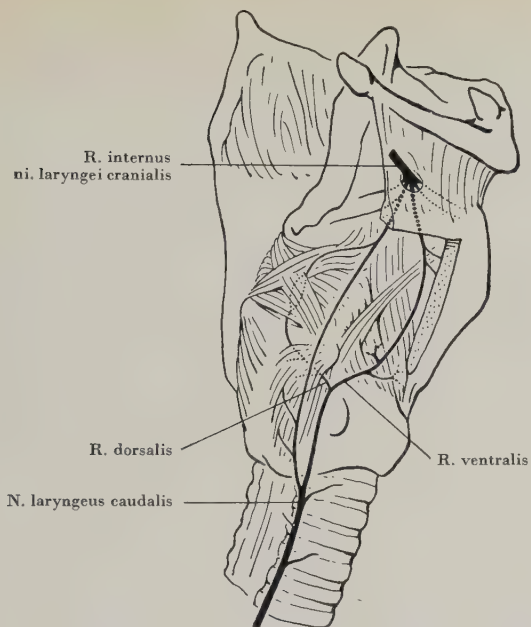


Abb. 10. Typische Ansa Galeni, Anastomosis dorsalis und Anastomosis ventralis

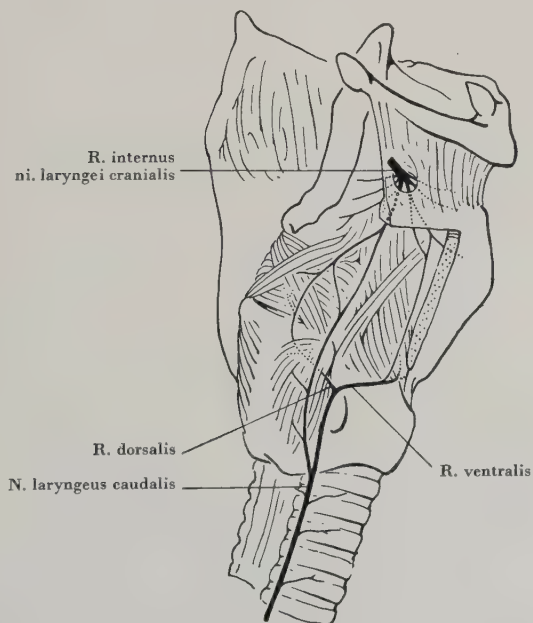


Abb. 11. Typische Ansa Galeni, Anastomosis dorsalis und Anastomosis ventralis



dick wie der R. ventralis des N. laryngeus caudalis selbst. Sie ist bisher im Schrifttum noch nicht bekannt. Wir bezeichnen sie wegen ihrer ventralen Lage als *Anastomosis ventralis*.

### Besprechung der Befunde

Im Gegensatz zu Nordland und Lemere, welche ein regelmäßiges Vorkommen der Ansa Galeni abstreiten, ist sie an allen unseren Präparaten vorhanden. Neben dieser und der wohl wegen ihres schwachen Kalibers weniger beachteten Anastomose im Gebiet des M. arytaenoideus, Anastomosis dorsalis, ergab unsere Untersuchung eine dritte Möglichkeit der Verbindung zwischen den beiden Kehlkopfnerven, die Anastomosis ventralis. Eine Abhängigkeit zwischen der Ausbildung oder dem Kaliber der einen Anastomose und der Stärke einer im selben Präparat vorhandenen zweiten Verbindungsart konnte nicht gefunden werden.

An zwei Präparaten mit einer Anastomosis ventralis kann aus ihrer Form auf die Qualität der Fasern geschlossen werden. Abb. 9 zeigt eine Variation, bei welcher der vom N. laryngeus cranialis kommende Schenkel kurz vor seiner Einmündung in den R. ventralis des N. laryngeus caudalis einen Ast abgibt, der in der subglottischen Schleimhaut endet. Hier darf angenommen werden, daß der kraniale, aus dem N. laryngeus cranialis kommende Schenkel dieser Anastomosis ventralis auch sensible Fasern führt. Auch der in Abb. 8 wiedergegebene Befund spricht in ähnlichem Sinne. Hier gehen von der Anastomose zwei Äste zur Schleimhaut der Commissura ventralis ab. Ob allerdings diese sensiblen Fasern dem N. laryngeus cranialis oder dem N. laryngeus caudalis entstammen, kann weder im einen noch im anderen Fall entschieden werden.

Da auch der R. anastomoticus der sog. typischen Ansa Galeni regelmäßig Äste zur Schleimhaut entläßt, ist auch für ihn der Schluß zulässig, daß in der Galenschen Anastomose auch sensible Fasern verlaufen. Clara geht in seiner Beschreibung der Ansa Galeni über diese Feststellung hinaus und schreibt: „Sensible Zweige gelangen vom N. laryngeus cranialis zum N. laryngeus caudalis in die Schleimhaut der Trachea.“ Lemere will im R. anastomoticus Galeni Fasern für Tast- und Berührungssensibilität sowie vasomotorische Fasern nachgewiesen haben. Ebenso spricht von Skramlik von Vasomotoren, und zwar von Vasodilatatoren, welche zugleich mit sensiblen Fasern zum N. laryngeus caudalis ziehen sollen. Neben

der Hypothese des Austausches sensibler Fasern vermutete man auch einen Austausch von sensorischen, ja sogar motorischen Faserqualitäten. Vielleicht erhält — so meint Winckler — der *N. laryngeus caudalis* auf dem Wege über die Ansa Galeni sensible Fasern, die für die propriorezeptive Muskelsensibilität der hinteren und seitlichen Kehlkopfmuskeln von Bedeutung sind. Diese Ansicht vertreten auch Mündnich sowie Ranke und Lullies. Nach Elze ist es nicht ausgeschlossen, daß ein Teil der sensiblen Fasern für die Stimmlippe und für die Schleimhaut des Unterstockes aus dem *N. laryngeus caudalis* stammt, und zwar aus dessen Muskelast zum *M. arytaenoideus*, welcher sich mit dem sensiblen Ast des *R. internus ni. laryngei cranialis* in der Anastomosis dorsalis verbindet.

Die Frage, ob die sog. typische Ansa Galeni motorische Fasern führt, ist verschiedentlich erörtert worden. Tomasch und Britton glauben in einer rein morphologischen Arbeit mit Hilfe einer recht einfachen Methode der Faseranalyse an Hand der Größenverhältnisse der einzelnen Nervenfibrillen den sensiblen, den motorischen oder gemischten Charakter derselben ermitteln zu können. Bei der Untersuchung der Innervationsverhältnisse eines einzigen Kehlkopfes fanden die Autoren, daß der linke *N. recurrens* die motorischen Anteile der Kehlkopfmuskeln enthalte. Der rechte *N. recurrens* habe sich jedoch als rein sensibel erwiesen. Die motorischen Fasern für die rechte Hälfte dieses Kehlkopfes sollen vom *R. internus* des *N. laryngeus cranialis* über den *R. communicans Galeni* zum *N. recurrens* gelangen. Sollten sich diese Untersuchungen als richtig erweisen, so würde das bedeuten, daß die Ansa Galeni motorische Fasern vom *N. laryngeus cranialis* zum *N. laryngeus caudalis* führt. Dieser Verbindung würde dann entgegen der Ansicht von Lemere außerordentliche Bedeutung zukommen. Die Ergebnisse der elektrischen Reizversuche von Williams, Fabbi und Mündnich aber widerlegen eine motorische Komponente des *N. laryngeus cranialis* und zwingen zu der Feststellung, daß, falls die von Tomasch und Britton angewandte Untersuchungsmethode sich als zuverlässig erweisen sollte, es sich um einen Ausnahmefall handelt.

Angesichts der so überreichen Variabilität der Kehlkopfnnerven scheint dieser Schluß durchaus berechtigt zu sein. Auch Ranke und Lullies vertreten die Meinung, daß Abweichungen von der klassischen Lagetschen Beschreibung der Kehlkopfnnerven darauf beruhen, „daß Verbindungen zwischen ihnen bestehen“, deren

Zusammensetzung sich nicht in ein Schema fassen läßt. Wegen der so großen Variabilität der Verbindungen und der Schwierigkeit, sie am Lebenden frei zu präparieren, erscheint es fraglich, ob man etwa auf dem Wege der elektrischen Reizung oder mit Durchschneidungsversuchen zu exakten Ergebnissen gelangen wird.

### Zusammenfassung

An 50 Hälften menschlicher Kehlköpfe wurden Anastomosen zwischen N. laryngeus cranialis und N. laryngeus caudalis präparatorisch dargestellt:

1. Eine typische, von Galen beschriebene, auf der dorsalen Fläche des M. cricoarytaenoideus dorsalis liegende Anastomose ist im Gegensatz zu bisherigen Untersuchungen an allen 50 Präparaten regelmäßig vorhanden.

2. Eine Anastomosis dorsalis der beiden Kehlkopfnerve im Gebiet des M. arytaenoideus fand sich in 20 der 50 Präparate.

3. Eine dritte, bislang unbekannte Verbindung, Anastomosis ventralis, konnte in 10 der 50 Fälle dargestellt werden. Sie verläuft zwischen Epiglottis und Schildknorpelplatte im Corpus adiposum laryngis und verbindet den N. laryngeus cranialis mit dem R. ventralis des kaudalen Kehlkopfnerve. In einem Fall (Abb. 9) gab dieser Verbindungsast einen Nervenast zur Schleimhaut des subglottischen Raumes ab. Wir schließen daraus, daß die Anastomosis ventralis auch sensible Fasern führen kann.

### Schrifttum

- Clara, M.: Das Nervensystem des Menschen. Barth, Leipzig 1942.
- Elze, C.: Anatomie des Kehlkopfes und des Tracheobronchialbaumes, in: Denker-Kahlers Handbuch der Hals-Nasen-Ohrenheilkunde I (1925) 255, Springer-Bergmann, München-Berlin 1925.
- Fabbi, F., nach Mündnich, K.: Neuere Forschungsergebnisse über die Anatomie und die Physiologie der Kehlkopfnerve des Menschen und ihre Bedeutung für die Klinik. Klin. Wschr. **35** (1957) 802—808.
- Gisel, A., und H. Pichler: Anatomische Untersuchungen zur Topographie der Kehlkopfnerve. Arch. Ohr- usw. Heilk. u. Z. Hals- usw. Heilk. **169** (1956) 225—245.
- Lanz, T. von, und W. Wachsmuth: Praktische Anatomie. I, 2, Hals, Springer, Berlin 1955.
- Lemere, F.: Innervation of the larynx. Anat. Record **54** (1932) 389—407.
- Innervation of the larynx. American J. of Anat. **51** (1932) 417—438.
- Mayet, A.: Zur Innervation des M. cricothyreoideus. Anat. Anz. **103** (1956) 340—343.

- Mündnich, K., und W. Mandl: Strumektomie und Stimmbandlähmung. *Langenbecks Arch. u. Dtsch. Z. Chir.* **283** (1956) 13—41.
- Mündnich, K.: Anatomische und histologische Untersuchungen und Experimente zur Physiologie und Pathologie des menschlichen Kehlkopfes. *Arch. Ohren- usw. Heilk. u. Z. Hals- usw. Heilk.* **169** (1956) 194—210.
- Nordland, M., zitiert nach F. Lemere: Innervation of the larynx. *Anat. Record* **54** (1932) 389—407.
- Ranke, O. F., und H. Lullies: *Gehör, Stimme, Sprache*, S. 178. Springer, Berlin 1953.
- Tomasch, J., und W. A. Britton: A fibre-analysis of the laryngeal nerve-supply in man. *Acta anat.* **23** (1955) 386—398.
- Vogel, P. H.: The innervation of the larynx of man and dog. *American J. of Anat.* **90** (1952) 427—440.
- Williams, A. F.: The nerve supply of the laryngeal muscles. *J. Laryng. a. Otol.* **65** (1951) 5—20.
- Winckler, G.: Remarques sur l'innervation motrice et sensitive des muscles du larynx. *C. R. Assoc. Anat.* No. **55** (1949) 424—435.

Karl Hoffmann  
München, Pettenkoferstraße 11  
Anatomisches Institut



## **Die Sehnenstruktur an punktförmigen Muskelansätzen**

Von

**P. Jipp<sup>1</sup>**

Mit 9 Abbildungen

(Eingegangen am 19. September 1959)

### **Inhalt**

A. Einleitung .....	236
B. Material und Methodik .....	237
C. Befunde .....	238
I. Sehnenansatzstrukturen .....	238
II. Das Verhalten des Periostes an den ausgewählten Muskelansatz- punkten .....	249
D. Diskussion .....	251
E. Zusammenfassung .....	260
F. Schrifttum .....	260

### **A. Einleitung**

Bei der Untersuchung von Sehnenansätzen bzw. -ursprüngen am Knochen stellen sich zwei Fragen: 1. In welcher Form wird die Kraft von der Sehne auf den Knochen übertragen? 2. Welche genetischen Beziehungen bestehen zwischen dem Sehnengewebe und dem Skelettgewebe, d. h. Knorpel oder Knochen? Beide Fragestellungen wurden von Biermann (1957) und Knese und Biermann (1958) auf Grund der Untersuchung von Schnittpreparaten einer größeren Anzahl von Sehnenansätzen bearbeitet.

Meine Studie, die sich an die Arbeiten dieser beiden Autoren anschließt, hat die Aufgabe, die Faserstruktur in den Ansatzgebieten präparatorisch darzustellen. Dabei mußten auch die Faserbeziehungen von Periost und Ansatzstrukturen untersucht werden.

---

<sup>1</sup> Unter Anleitung von Prof. Dr. Dr. K.-H. Knese Herrn Prof. Dr. Th. Wyss, Zürich, zum 70. Geburtstag ergebenst gewidmet.

Als Ansatzstruktur bezeichnen Biermann (1957) und Knese und Biermann (1958) die Faserordnung in der Verbindungszone von Sehne und Knochen. Durch die präparatorische Untersuchung der Faserordnung in den Ansatzstrukturen wird eine weitere Aufklärung des Mechanismus der Kraftübertragung von der Sehne auf den Knochen angestrebt.

Eine erneute Erforschung der Faserstrukturen im Ansatzgebiet von Sehnen erschien wegen der einander widersprechenden Angaben der Literatur erforderlich.

Mollier (1937, *M. biceps brachii*, *M. coracobrachialis*, *M. teres major*, *M. latissimus dorsi*, *M. pectoralis major*, *M. semi membranosus*, *M. rectus femoris*, *Pes anserinus*), Weiß und Rouvière (1914, fast alle Muskeln des Menschen) kommen zu dem Ergebnis, daß der Struktur der Sehnenansätze ein System aus spiralig ineinander verdrehten Faserbündeln zugrunde liege. Lubosch (1937) findet an Sehnen von Fischmuskeln ein Netzsystem; im Gegensatz dazu sprechen Körner (1939, *M. rectus abdominis*, *M. gastrocnemius*) und Machado de Sousa (1955, *M. biceps brachii*) von einem weitgehend parallelen Verlauf der Faserbündel.

Die verschiedenen Ansichten über das Verhalten des Periostes an Sehnenansätzen hat Schneider (1956) kürzlich zusammengestellt, so daß auf deren Wiedergabe verzichtet werden kann.

Als Untersuchungsgut wählte ich drei apophysäre Ansätze: *Tuberositas radii*, *Tuberositas tibiae*, *Tuber calcanei* und zwei diaphysäre: *Linea aspera*, *Tuberositas glutea*.

## B. Material und Methodik

Von jedem der genannten Ansätze wurden jeweils fünf Präparate hergestellt. Das Material entstammte zwanzig Leichen (Pathologisches Institut der Universität Kiel, überwiegend Erkrankungen an Karzinom) und umfaßt die Altersspanne von 18 bis 77 Jahren. Verschiedene Verfahren der Fixierung und Präparation wurden erprobt.

Die von Schreiber (1944) angegebene Fixationsmethode mit alkoholischer Pikrinsäure, Quellung in Kalilauge und Nachfärbung mit Pikrofuchsin zur Fixierung des Sphincter Oddi führte bei den Sehnen nur zur Quellung des Fettgewebes, aber nicht zur Quellung der Fasern. Bei der Unterwasserpräparation nach Eisler (1912) war die Abgrenzung der Sehnenbündel nicht mit genügender Genauigkeit durchzuführen. Durch Kochen in schwach essigsaurer Lösung bei gleichzeitigem Stauchen der Sehne in Längsrichtung wurde das Gewebe für eine nachfolgende Präparation zu spröde.

Die besten Ergebnisse erzielte ich bei Fixation in 20 % Formol 48 bis 72 Std. und Wässerung in fließendem Wasser 15 bis 20 Min. Dann Trocknen bis zur Feuchte, d. h., die optimalen Präparationsbedingungen waren erreicht, wenn die Sehnenfaserbündel leicht aufgetrocknet waren und sich

silbrigweiß von ihrer Umgebung abhoben. Die Darstellung der Feinstrukturen in unmittelbarer Nähe des Knochens gelingt nur, wenn die Präparation in einer Sitzung unmittelbar nach Beendigung der Fixierung und Wässerung durchgeführt wird.

Die Präparation erfolgte von distal nach proximal, beim Ursprung der Musculi vasti von medial nach lateral und von lateral nach medial. Nur selten gelang es, unmittelbar vom Rande des Ansatzes her zu präparieren. Die Randpartien des Ansatzgebietes sind häufig stark von Fasern anderer Muskelansätze durchsetzt. Daher wurde an einer beliebigen Stelle ein „Fenster“ bis zur Knochenoberfläche geschnitten. Von dieser Lichtung aus konnte die Ansatzstruktur ohne Schwierigkeit dargestellt werden. Die Sehnenbündel oder Bündelanteile wurden mit sorgfältig ausgeschliffenen Präpariernadeln und dünn ausgezogenen Glasstäbchen getrennt und angehoben, so daß ihr Verlauf sichtbar wurde.

An fünf weiteren Präparaten der gleichen Ansätze wurde das Verhalten des Periostes untersucht. Die Fixation erfolgte in 10 % Formol (48 bis 72 Std.), eine Nachfärbung mit Säurefuchsin nach van Gieson (70 bis 100 Std.). Unter Schonung des Ansatzes wurden Muskulatur und Fett entfernt. Die Verbindung des Periostes zum Peritoneum externum (s. u.) mußte dann eröffnet werden, um die Fortsetzung der Periostfasern in das Ansatzgebiet verfolgen zu können. — Die Beobachtung erfolgte durch eine binokulare Lupe.

## C. Befunde

### I. Sehnenansatzstrukturen

#### 1. *Tuberositas radii*. A.: *M. biceps brachii*

Im Bereich aller Ansätze des *M. biceps brachii* sind makroskopisch bzw. unter der binokularen Lupe Faserbündel zu beobachten, die sich ohne Mühe als selbständige Stränge herauslösen lassen. Die Faserbündel der Bizepssehne bilden in der Nähe des Ansatzes übereinandergelagerte Schichten. Diese Schichten stellen in sich verdrehte Flächen dar, die aus der Palmarebene in die dorso-plamare zum Ansatz an der *Tuberositas radii* torquiert sind. Durch diese Verdrehung der einzelnen Sehnen-schichten kommt die bekannte Umwicklung des Radius durch die Bizepssehne zustande. Die Verbindung der Sehnen-schichten des Bizeps untereinander vermitteln fast ausschließlich die dünnen Fasern des Peritoneum internum (s. u.). Seltener wechseln Sehnenbündel geringeren Kalibers von einer Schicht in die benachbarte über. Eine bestimmte Ordnung dieser Verbindung der Schichten durch feinkalibrige Sehnenfaserbündel konnte nicht festgestellt werden.

Die Schichten spalten sich mitunter auf. Der eine Teil der Schicht verbleibt in der bisherigen Verlaufsebene, der zweite Teil schiebt

sich kulissenartig vor die darüber gelegene Schicht. Die einzelnen Schichtteile nehmen dabei keinerlei Verbindung zueinander auf.

Zwischen den Faserbündeln der einzelnen Sehnenschichten befindet sich ein lockeres, weitmaschiges Zwischengewebe, aufgebaut aus dünnen Fasern, das bei leichtem Anheben eines Bündels sichtbar wird. Dieses Zwischengewebe des Peritenonium internum zeigt beim Auseinanderziehen eine maschendrahtähnliche Anordnung. Die einzelnen Fasern sind an den Überkreuzungsstellen mehrmals umeinander geschlungen.

Die Sehnenfaserbündel einer Schicht der Bizepssehne verlaufen zunächst annähernd parallel zueinander. In einem Abstand von etwa 5 bis 15 mm von der Oberfläche der Tuberositas radii teilen sich die Sehnenbündel dichotomisch in zwei Stränge. Die Faserbündel vor der Teilung wurden Primärstränge, die nach der

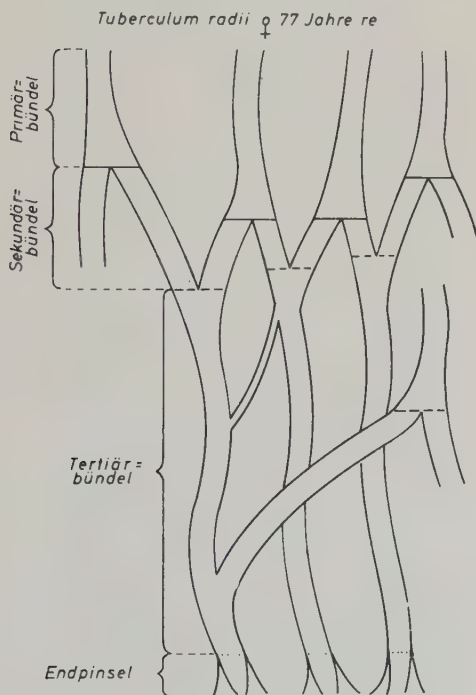


Abb. 1. Ansatz des M. biceps brachii am Tuberculum radii (♀ re. 77 Jahre)  
Darstellung der präparierten Faserdurchflechtung. Die Grenzen der Primärbündel wurden durch ausgezogene Linien, die der Sekundärbündel mit gestrichelten Linien und die der Tertiärbündel durch punktierte Linien angegeben. Klammern am linken Bildrand mit den Bezeichnungen: Primärbündel, Sekundärbündel, Tertiärbündel, Endpinsel



Gabelung Sekundärstränge genannt (Mollier, 1937; Biermann, 1957). Die Sekundärstränge zweier benachbarter Primärstränge legen sich zu einem neuen Bündel zusammen, dem Tertiärbündel (Abb. 1). Die Gabelung bzw. Vereinigung der Faserbündel wird durch feine Fasern aus dem Peritenonium internum gesichert, die sich um die Sehnenbündel herumwinden. Im Bereich der Gabelung werden die Sehnenfasern in Wicklungen umspinnen, die enger liegen als im restlichen Verlauf der Sehnenbündel. Die Sicherung der Gabelungsstellen hat eine Ausdehnung von etwa 2 bis 3 mm.

Die Tertiärbündel spalten sich unmittelbar vor Erreichen des Knochens in feine Endpinsel auf. Die Fasern der Endpinsel sind in den Faserknorpel (Knese und Biermann, 1958), der die Tuberositas bedeckt, eingebettet. Der Faserknorpel erscheint unter der Präparierlupe als eine glasig-trübe Schicht. Die Knorpelschicht auf der Tuberositas radii ist an manchen Orten durchsichtig. An diesen Stellen legen sich die Enden der Faserpinsel der Knochenoberfläche an.

Die Tertiärbündel sind im allgemeinen drei- bis viermal so lang wie die Sekundärbündel. Die Teilung der Primärbündel in Sekundärstränge erfolgt dagegen in wechselndem Abstand vom Knochen.

Die beschriebene Trennung und Verbindung von Sehnenfasern im Ansatzgebiet entspricht einem Konstruktionsprinzip, das mannigfaltig variiert werden kann: Die sich zu einem Tertiärstrang vereinigenden Sekundärbündel können von weiter auseinanderliegenden Primärbündeln abstammen; die aus einem Primärstrang entstehenden Sekundärbündel vereinigen sich wieder, nachdem sie Fasern aus einem anderen Primärbündel aufgenommen haben. An einem Präparat wurde beobachtet, daß Primärbündel durch die Vereinigung zweier Sehnenstränge entstanden. Die Teilung von Primärbündeln kann auch ausbleiben. Diese Stränge nehmen dann mitunter Verbindungen mit benachbarten Sekundär- bzw. Tertiärbündeln auf.

## 2. *Tuberositas tibiae. A.: M. quadriceps femoris*

Die Faserbündel der Quadrizepssehne verhalten sich in ihrem Ansatzbereich ähnlich wie die der Bizepssehne. Die Faserbündel des Lig. patellae sind wieder in übereinandergelagerten Schichten angeordnet. Die Verknüpfung der Schichten erfolgt fast ausschließlich durch Fasern des Peritenonium internum. Selten treten fein-

kalibrige Sehnenbündel von einer in die andere Schicht über. Die Primärbündel spalten sich in Sekundärfaszikel in einer Entfernung von etwa 10 bis 20 mm von der Oberfläche des Knochens auf.

Teilungen und Vereinigungen von Sehnenbündeln sind im Ligamentum patellae mehrfach hintereinandergeschaltet. Zur Vermeidung von Unklarheiten in bezug auf die Nomenklatur sollen die Bezeichnungen Primär-, Sekundär- und Tertiärbündel den letzten Aufzweigungen der Sehnenbündel in unmittelbarer Nähe des Knochens vorbehalten bleiben. Diesem Verzweigungssystem ist in dem Lig. patellae ein zweites vorgelagert. In diesem Verflechtungsgebiet teilen sich häufig Bündel in einen dickeren und einen dünneren Anteil. Der feinkalibrige Ast, seltener auch der stärkere, nimmt

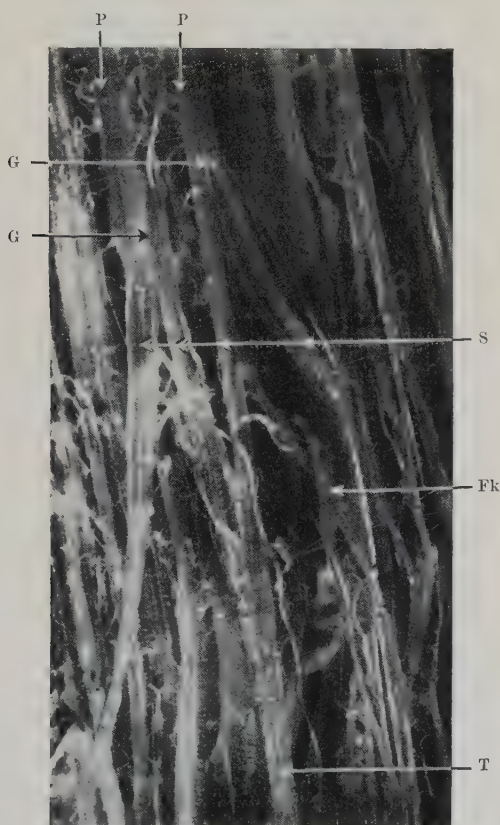


Abb. 2. Ligamentum patellae ( $\sigma$  re. 56 Jahre)

Aufgabelungsprinzip zweier Primärbündel P. Spaltung G in die Sekundärbündel S. Feinkalibriges Bündel Fk verbindet zwei Sekundärbündel. Tertiärbündel T entsteht durch den Zusammenschluß zweier Sekundärbündel

Bündel aus der Nachbarschaft auf. Sodann kehrt der dünnere Strang in einem sanften Bogen zu dem dickeren Anteil zurück.

Die folgende Strecke der Sehnenbündel des Lig. patellae ist den Primärsträngen der Bizepssehne gleichzusetzen (Abb. 2 und 3). Es kommt zur Trennung in zwei Sekundärstränge, die mitunter noch weitere feine Äste aufnehmen oder abgeben. Die Tertiärbündel gewinnen auch Verbindung mit Ästen ungeteilt verlaufender Primärbündel bzw. Abzweigungen anderer Sekundär- oder Tertiärstränge.

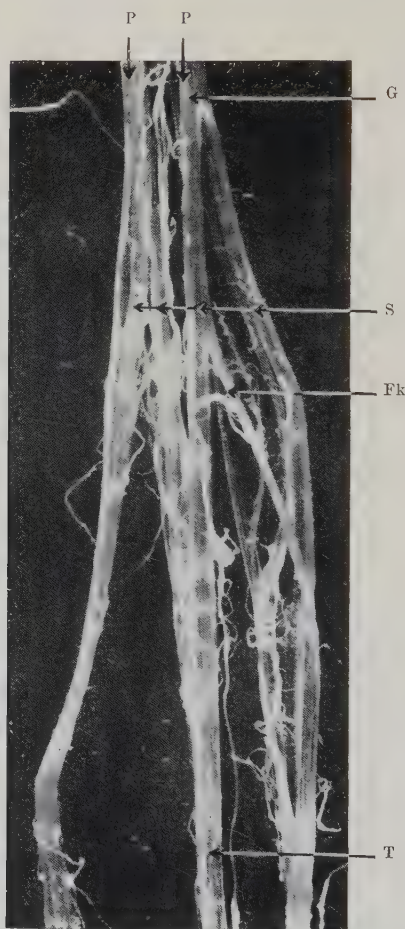


Abb. 3. Ligamentum patellae (♂ re. 56 Jahre)

Gleiches Präparat wie Abb. 2. Das mittlere Sehnenbündel wurde durch einen Papierstreifen von den restlichen getrennt. P Primärbündel; G Gabelungsstelle der Primärbündel in die Sekundärbündel S. Feinkalibriges Bündel Fk verbindet zwei Sekundärbündel. T Tertiärbündel

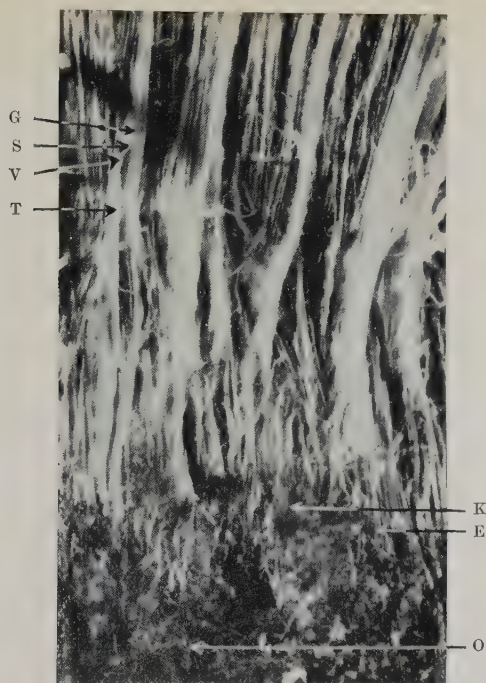


Abb. 4. Ansatz des Ligamentum patellae an der Tuberositas tibiae (♂ re. 51 Jahre)  
 Oberer Bildteil: Sehnenfasern des Ligamentum patellae. G Gabelung eines Primärstranges  
 in zwei Sekundärbündel S. Vereinigung V zweier Sekundärstränge zu einem Tertiärstrang T.  
 Unterer Bildteil: Endpinsel durchziehen trübe Faserknorpelschicht K. Von Faserknorpel  
 freipräparierte Endpinsel E. Freie Knochenoberfläche O

Bei der Vereinigung der Sekundär- zu Tertiärbündeln legt sich das eine Bündel dem anderen von unten an. Feine Fasern aus dem Peritenonium internum umschlingen die Sehnenfasern von der Gabelungsstelle der Primärbündel ab in geringerer Zahl.

Das bisher geschilderte Teilungs- bzw. Vereinigungssystem innerhalb des Lig. patellae wird häufig durch zusätzliche Faserverbindungen ergänzt. In allen Bereichen der Ansatzstrukturen können sich Faserbündel schraubenförmig umwinden. Eine Umwicklung dieser Kontaktstellen mit Fasern des Peritenonium, wie sie an den Gabelungen stattfindet, tritt nicht auf; weiterhin werden keine Sehnenfasern ausgetauscht.

Mitunter tritt ein Bündel seitwärts an ein zweites, etwa unter einem Winkel von 40 bis 60 Grad, heran. Dieses Bündel umgreift



das erstere wie eine Hand den Unterarm. Das von der Seite her kommende Bündel fasert sich beim Erreichen des gerade verlaufenden auf. Die Fasern umfassen etwa den halben Umfang des in Sehnenrichtung verlaufenden Bündels. Ein Umbiegen dieser Fasern des Seitenbündels in die Verlaufsrichtung des umschlungenen Bündels wurde nicht festgestellt.

Die an den Knochen herantretenden Bündel des Lig. patellae gehen in feine Endpinsel über (Abb. 4). Diese Faserpinsel entstehen unmittelbar vor dem Faserknorpel, der die Tuberositas tibiae als dünne, glasig-trübe Schicht bedeckt. Mitunter kann man bei genügend durchsichtigem Faserknorpel beobachten, daß sich die Endfasern der Pinsel zunächst der Knochenoberfläche flach auflegen. Auch im Bereich dieser Endfaserung kommen reichlich Über- bzw. Unterkreuzungen vor, jedoch ohne einen Faseraustausch.

Im allgemeinen ist die Dicke der Faserbündel verschiedener Ordnung in allen Schichten des Lig. patellae gleich. Ein Präparat (4 ♂ 56 J. re.) zeigte dagegen eine Zunahme der Bündelstärke von Schicht zu Schicht. In der tiefsten Schicht traten stärkere Bündel an den Knochen heran, eine Auffaserung in Endpinsel konnte nicht beobachtet werden.

Der Tuberositas tibiae fehlt in unregelmäßiger Verteilung ein bedeckender Faserknorpel. Hier treten die Tertiärbündel durch der Knochenoberfläche eng anliegende, kräftige Faserzüge des Periostes hindurch. Diese parallel zur Knochenoberfläche verlaufenden Faserzüge gehören zum Periost und haben keine Verbindung mit der Sehne. Dagegen besteht ein Zusammenhang mit dem Periost außerhalb des Ansatzgebietes. Einzelne Fasern der Tertiärbündel können in die Periostfaserung eintreten.

Das Lig. patellae verläuft annähernd parallel zur Oberfläche der Tuberositas tibiae. Wird nun ein Sehnenbündel mit seinen Aufzweigungen vom Knochen abgehoben, so ist eine leicht S-förmig gebogene Furche in der darunterliegenden Schicht zu erkennen (vgl. u. Achillessehne). Die Konvexität des oberen Bogens zeigt nach lateral, die des unteren nach medial.

### 3. *Tuber calcanei. A.: M. triceps surae*

Die Achillessehne tritt unter Verbreiterung (vgl. Siegelbauer, 1940) tangential an die proximale, hintere Fläche des Tuber calcanei heran. Mit dem oberen Drittel bzw. Viertel dieser Fläche hat

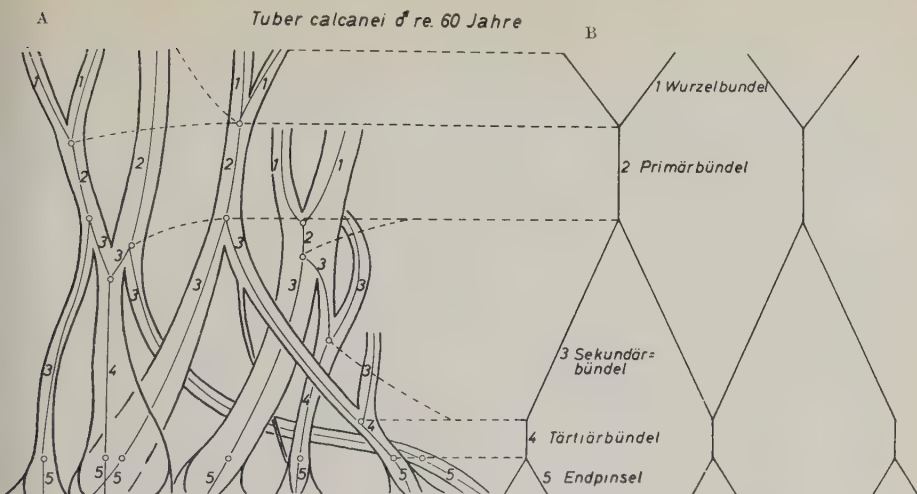


Abb. 5. Ansatz der Achillessehne am Tuber calcanei (♂ re. 60 Jahre)

A. Darstellung der präparierten Faserdurchflechtung

B. Schema der Faserdurchflechtung

Erläuterung: Die verschiedenen Verlaufsstrecken der Fasern wurden mit den Ziffern 1 bis 5 versehen, Wurzelbündel 1, Primärbündel 2, Sekundärbündel 3, Tertiärbündel 4 und Endpinzel 5, die Gabelungs- und Vereinigungsstellen sind mit Kreisen angezeigt. Die Höhen der einander entsprechenden Abschnitte in A und B wurden durch gestrichelte Linien verbunden

die Sehne keine Verbindung. In diesem Bereich ist die Knochenoberfläche von Faserknorpel überzogen. Zwischen Sehne und Knochen liegt die Bursa tendinis calcanei. Die Bündel der Achillessehne sind wie die des Biceps und Lig. patellae in Schichten angeordnet. Im Gegensatz zu den beiden genannten Sehnen hat die oberflächliche Schicht der Achillessehne auf dem gesamten Umfang infolge eines Austauschs dünner Fasern eine sehr enge Verbindung zum Peritenonium externum.

In Knochennähe erfolgt wiederum eine Aufteilung der Primärstränge in Sekundärbündel und deren Vereinigung zu Tertiärbündeln. Jedoch wird diese Teilungs- und Vereinigungsfolge viel stärker variiert als im Lig. patellae. Allerdings ist den Primärbündeln nur selten ein zweites Verschränkungssystem vorgeschaltet (Abb. 5). Das Ausscheren einzelner Fasern aus Sekundär- bzw. Tertiärbündeln und die erneute Vereinigung sekundärer Bündel ist auch an der Achillessehne zu beobachten. Das Gebiet der Faseraufzweigung und -vereinigung ist doppelt so lang wie bei anderen Sehnen, d. h., es erstreckt sich über 3 bis 4 cm. Zwei aus einem Primärbündel ent-

## Aufgabelungsprinzip mit Querverbindung

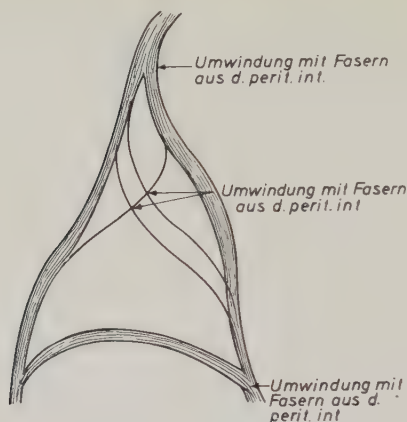


Abb. 6. Achillessehne: Gabelungsstelle eines Primärbündels. Sekundärbündel durch Faserbrücke miteinander verbunden. Zusätzlich feinkalibriger Faseraustausch zwischen den Sekundärbündeln. Pfeile zeigen die Umwicklung der Fasergabeln durch dünne Fasern des Peritenonium internum an

standene Sekundärbündel werden durch eine Faserbrücke miteinander verbunden, so daß ein Faserdreieck entsteht. Die queren Fasern verlaufen bogenförmig, und die Konvexität des Bogens ist nach proximal gerichtet. Dünne Fasern des Peritenonium internum umwinden die Fasergabeln (Abb. 6). Die Anordnung der Fasern des Peritenonium konnte nicht weiter verfolgt werden, da eine sichere Abgrenzung gegenüber den Fasermassen der Sehne nicht möglich ist.

Eine gleiche Konstruktion von Faserdreiecken ist bei der Vereinigung von Sekundärbündeln zu Tertiärbündeln zu beobachten. Die Konvexität der queren, bogenförmig verlaufenden Fasern ist nunmehr nach proximal gerichtet.

Die Vereinigung zweier Stränge zu einem Tertiärstrang erfolgt nur bei den zentralen Fasern des Bündels durch Aneinanderlagerung. Die oberflächlichen Bündelfasern umgreifen sich wechselseitig. Wie beim Lig. patellae bilden die einen Faserstrang umgebenden Fasern ein S-förmig geschwungenes Bett, das nach Herauslösung des Faserbündels sichtbar wird.

Auch im Bereich des Sehnenansatzes ist die proximale Fläche des Tuber calcanei durch Faserknorpel bedeckt. Die Grenzen bzw. der Übergang in das Periost können makroskopisch nicht genau bestimmt werden. Die Knochenoberfläche der Tuberositas radii und

der Tuberositas tibiae besitzt unregelmäßig verteilte Höcker und Gruben, das Tuber calcanei dagegen annähernd parallele, sagittal gerichtete Furchen und Wälle, die wie Ackerfurchen nebeneinander liegen. Die Anzahl der an den Erhabenheiten bzw. Vertiefungen ansetzenden Endfasern ist etwa gleich groß. In den Furchen sind die Endpinsel zugespitzt wie bei einem feinen Marderhaarpinsel, auf den Wällen dagegen wie bei einem Borstenpinsel ausgebreitet.

#### 4. *Linea aspera*. U.: *Mm. vasti*

An der *Linea aspera* wurden die Ansätze der Adduktoren entfernt und nur die Ursprünge der *Musculi vasti* präpariert. Die Präparate entstammen der Schaftmitte des Femur. Um einen Vergleich mit den bisher geschilderten Muskelansätzen zu erleichtern, schildere ich das Ursprungssystem der *Musculi vasti* in gleicher Richtung, von der Muskelfaser zum Knochen, d. h. in umgekehrter Richtung der Ursprungsverhältnisse.

Die *Musculi vasti* umgreifen den Femur schalenartig und treten somit von dorsal an die *Linea aspera* heran. Im weiteren Verlauf verhalten sich die Ursprungsfasern der zentralen, knochen nahen und der peripheren, hautnahen Muskelanteile verschieden. Die Ursprungsfasern der zentralen Muskelbündel biegen in der Nähe der *Linea aspera* spitzwinklig aus der bisher queren oder schrägen Verlaufsrichtung in die Längsrichtung des Femur um und ziehen nach distal. Diese Fasern verlaufen etwa 10 bis 15 mm parallel zur Oberfläche der *Linea aspera*. Zu diesen zentralen Muskelanteilen gehören etwa  $\frac{2}{3}$  der Fasern der *Musculi vasti*. Diese Fasern bilden auf der *Linea aspera* einen kräftigen Faserfilz, der dank der Beziehungen zu den peripheren Muskelteilen als eine „Bodenschicht“ erscheint. Diese Schicht ist weiterhin von einem weitmaschigen Fasernetz des Periostes durchflochten (s. u.).

Die Fasern der peripheren Muskelanteile treten annähernd senkrecht zur Knochenoberfläche von dorsal an die *Linea aspera* heran. Beim Erreichen der Bodenschicht biegen sie nach distal um und nehmen dabei mit Abzweigungen Verbindung zur Bodenschicht auf. Der größere Teil der Fasern geht durch die Bodenschicht hindurch, um in den Knochen einzustrahlen.

Die Verschränkungskonstruktion der Ursprungssehne ist von gleicher Art wie im Ansatz, d. h. im *Lig. patellae* (Abb. 7). Allerdings vereinigen sich Sekundär- zu Tertiärbündeln teilweise in



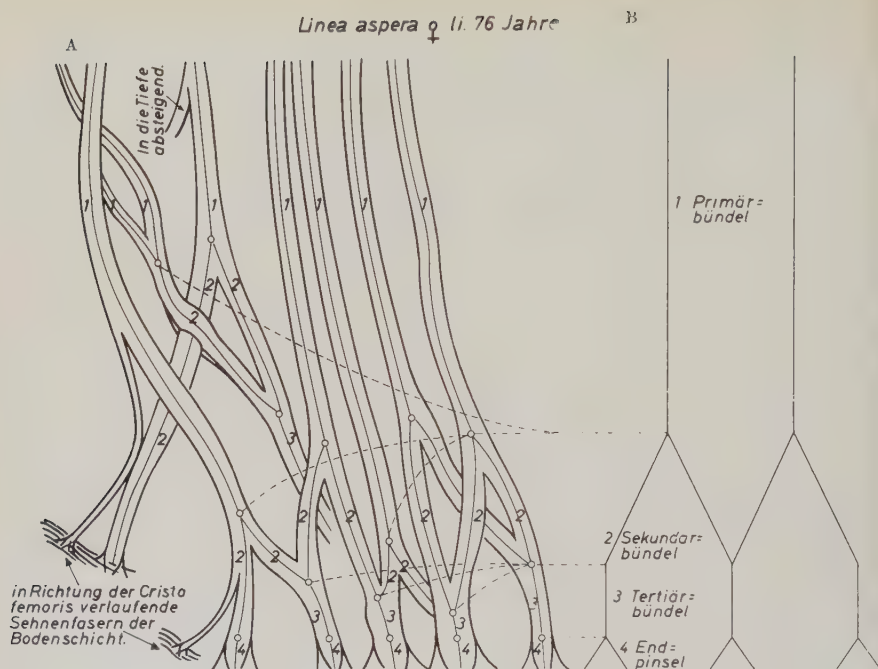


Abb. 7. Ursprung des M. vastus med. an der Linea aspera (♀ li. 76 Jahre)

A Darstellung der präparierten Faserdurchflechtung

B Schema der Faserdurchflechtung

Erläuterung: Die verschiedenen Abschnitte der Faserverläufe wurden mit den Ziffern 1 bis 4 bezeichnet, Primärbündel 1, Sekundärbündel 2, Tertiärbündel 3, Endpinsel 4, die Gabelungs- und Vereinigungsstellen mit Kreisen angegeben. Die Höhen der einzelnen Faserabschnitte wurden mit denen des Schemas durch gestrichelte Linien verbunden

etwas anderer Form als bei den bisher geschilderten Sehnen. Man kann die nach lateral von der Richtung des Primärbündels abweichenden Sekundärstränge mit (a) und die nach medial abweichenden mit (b) bezeichnen. In den bisher beschriebenen Sehnen schließen sich jeweils ein Sekundärbündel (a) und (b) zum Tertiärbündel zusammen. Im Ursprung der Musculi vasti treten dagegen zwei Sekundärbündel (a) bzw. (b) zusammen (Abb. 8). Dabei windet sich das am stärksten aus der ursprünglichen Verlaufsrichtung ausweichende Sekundärbündel etwa  $\frac{1}{2}$ mal um die Peripherie des anderen. Erst nach dieser Umwicklung strahlt es unter Aufspaltung in einzelne Faseranteile in das umschlungene Bündel ein. Dünne Fasern aus dem Peritenonium internum umwinden diese Vereinigungsstellen.

## Schema der Aufgabelung eines Ursprunges

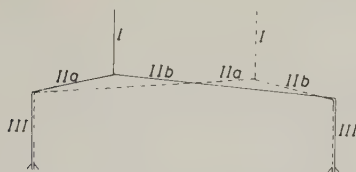


Abb. 8. Ursprung der Mm. vasti an der Linea aspera. Schema der Gabelung und Vereinigung zweier Primärbündel (I ausgezogen und gestrichelt). Vereinigung der Sekundärbündel IIa bzw. IIb zu je einem Tertiärbündel III

### 5. *Tuberositas glutea femoris. A.: M. gluteus maximus*

Die Aufteilung und Vereinigung der Faserbündel im Bereich des Ansatzes des *Musculus gluteus maximus* zeigt infolge der Aufteilung der Primärbündel in Sekundärbündel und des Zusammentretens zu Tertiärbündeln gleichartige Verhältnisse wie bei den beschriebenen Ansätzen.

Das Verschränkungssystem erstreckt sich auf ungefähr 5 mm von der Knochenoberfläche ab gerechnet. Die Sekundärbündel legen sich bei der Vereinigung zu einem Tertiärbündel übereinander und werden an dieser Stelle mit dünnen Fasern aus dem *Peritenonium internum* umschlungen.

Die Verbindung der durch das Verschränkungssystem entstandenen Faserbündelflächen erfolgt fast ausschließlich durch Faserbündel, die von einer Schicht in die andere überwechseln, und weniger durch Fasern des *Peritenonium internum*.

## II. Über das Verhalten des Periostes an Muskelansatzpunkten

An Präparaten der Linea aspera, Tuberositas radii, Tuberositas tibiae und des Tuber calcanei wurden die Beziehungen der Periostfaserung zu den Ansatzstrukturen der Sehnen untersucht. An allen Präparaten konnte in der Nähe der Ansätze eine Spaltung des Periostes in eine oberflächliche und eine tiefe, knochenennahe Schicht beobachtet werden.

2 bis 3 mm vor der Linea aspera verbindet sich das Periost mit dem *Peritenonium externum*. An dieser Verbindungsstelle wurde das Periost aufgetrennt. Wenn auch nicht sehr zahlreich, so lassen sich doch Periostfasern nachweisen, die auf die Linea aspera heraufziehen und die Bodenschicht der Ursprungssehne des *Musculus*

vastus überkreuzen. Auf der *Linea aspera* sind die Fasern nicht mehr eindeutig als Periostfasern von den Sehnenfasern zu unterscheiden.

Der Periostmantel der *Tibia* spaltet sich auf der ventralen Seite etwa 2 cm distal der *Tuberositas tibiae* in eine oberflächliche und eine der Knochenoberfläche anliegende Schicht. Die periphere Schicht geht als dichter Fasermantel in das *Peritenonium externum* des *Lig. patellae* über. Das der Knochenoberfläche anliegende Blatt verliert in unmittelbarer Nähe der *Tuberositas tibiae* an Dichte und zieht dann als weitmaschiger Faserfilz auf die *Tuberositas* zu. Seitlich der Rauhigkeit verkleben beide Blätter wieder miteinander.

Am *Tuber calcanei* teilt sich das Periost ebenfalls wieder in zwei Schichten. An der Spaltungsstelle wurde das oberflächliche Blatt, das als *Peritenonium externum* der Achillessehne weiterläuft, zur Präparation der Sehne abgetragen. Die dem Knochen aufliegende Periostschicht wird unmittelbar vor dem *Tuber calcanei* sehr weitmaschig und besteht nur noch aus wenigen Fasern, die die einlaufenden Fasern der Achillessehne über- und unterkreuzen.

Auch der Periostschlauch des *Radius* spaltet sich beim Erreichen der *Tuberositas radii* in eine oberflächliche und eine knochen nahe Schicht. Die periphere Lage geht in das *Peritenonium externum* der Bizepssehne über, die knochen nahe liefert einen weitmaschigen, faserarmen Periostüberzug der Oberfläche der *Tuberositas radii*. Dieser Überzug ist auf der ventralen Seite — etwa ein Viertel der Oberfläche der Erhabenheit bedeckend — noch von der gleichen Dichte wie der Periostschlauch des *Radius*. Im restlichen Teil der *Tuberositas* besteht der Überzug jedoch nur noch aus wenigen isoliert verlaufenden Fasern. An der Grenze zwischen diesen beiden Gebieten unterschiedlicher Faserdichte ist der Abgang einer weiteren Periostschicht zu erkennen, die aufsteigt und von hinten her die *Bursa bicipitoradialis* umkleidet. Diese Manschette wurde abgetrennt, um die Periostfortsätze auf der Oberfläche der *Tuberositas radii* darzustellen.

Allen Präparaten gemeinsam ist der Überzug der Rauhigkeiten durch isoliert verlaufende Periostfasern. Die genaue Darstellung der Endigungen dieser Fasern war nicht möglich, weil sie durch eine den Erhabenheiten aufgelagerte Faserknorpelschicht maskiert werden.

## D. Diskussion

Meine Befunde über die Faserordnung in den Ansatzstrukturen bestätigen nur zum Teil die Angaben früherer Untersucher.

Dolgo-Saburoff (1929/30) findet bei einem Teil seiner Präparate eine fleischige Befestigung des Muskels am Periost. Dagegen beobachtete ich an den von mir untersuchten Muskeln im Ansatzbereich einen Übergang in Sehnenfasern, wie auch Biermann (1957), Knese und Biermann (1958) und Dolgo-Saburoff (1929/1930) für andere Muskeln angeben. Körner (1939) und Machado de Sousa (M. biceps brachii, 1955) beschreiben einen vorwiegend parallelen Verlauf der Muskel- und Sehnenfaserbündel. Im Gegensatz dazu geben Mollier (1937), Lubosch (1937) und Weiß und Rouvière (1914) eine Verflechtung der Muskel- und Sehnenfasern an. Nach Weiß und Rouvière (1914) sollen die Faserbündel in sich spiralig gedreht sein. Mollier (1937) weist eine Netzstruktur der Muskel- und Sehnenfaserbündel nach, die durch spiralige Umschlingung der Bündel entstehe.

Im Gegensatz zu diesen wechselnden und sich z. T. widersprechenden Angaben konnte ich in den untersuchten Ansätzen eine Faserordnung beobachten, die folgendem Grundplan entspricht: Primärbündel teilen sich in Sekundärbündel, durch deren Vereinigung es zur Ausbildung der Tertiärbündel kommt, die dann mit ihren Endpinseln an die Knochenoberfläche herantreten. Diese gleichartige Ordnung läßt eine Beziehung zum Mechanismus der Kraftübertragung vermuten. Vor allem spricht für diese Annahme, daß zwischen apophysären und diaphysären Ansätzen keine entscheidenden Strukturunterschiede bestehen.

Zur Sicherung der Lagebeziehung ist das Verzweigungs- und Vereinigungssystem — besonders an den Stellen des Zusammenschlusses zu Tertiärbündeln — durch dünnere Fasern des Peritenonium internum umhüllt. Diese Peritenoniumfasern sind dem Bindedraht im Stahlbeton zu vergleichen. Im Stahlbeton sind wie in der Sehne zwei Konstruktionsteile aus gleichem Material zu unterscheiden, deren verschiedenartige Aufgabe nur von dem jeweiligen Durchmesser abhängt. In den Stahlbeton werden Bewehrungsstähle von dickerem Kaliber eingebaut, die als Trag- bzw. Verteilungseisen wirken. Der dünnere Bindedraht sichert die Lage der Bewehrungsstähle zueinander, besonders an deren Überkreuzungsstellen. Mitunter verteilt ein solcher Bindedraht eine Einzellast auf mehrere Stähle. In der Sehne entsprechen den Bewehrungsstählen die großkalibrigen Sehnenfasern, die die Kraft des Muskels auf den Knochen übertragen. Die Ordnung der Sehnenfasern wird mittels Umschlingung der Teilungs- bzw. Vereinigungs-



stellen durch Fasern des Peritenoniums gesichert. Allerdings ist an vielen Orten eine genaue Unterscheidung zwischen diesen beiden Konstruktionspartnern der Sehne nicht möglich.

Der Vergleich zwischen Bewehrungsstählen und Bindedraht einerseits, Sehnenfasern und Peritenonium andererseits ist nur bedingt zulässig. Die Erkenntnisse der Technik lassen sich nach Knese (1958) nur unter Beachtung der aufgefundenen Strukturen und des vorliegenden Materials auf biologische Objekte übertragen. Im Stahlbeton wird die Verbindung beider Partner schließlich durch den zu einer steinähnlichen Masse erstarrten Beton sichergestellt. In den Sehnen tritt an die Stelle des Betons die Interfibrillärsubstanz, deren Konsistenz keine Sicherung der Beziehungen zwischen Peritenonium und Sehnenfasern gewährleistet. Die Sicherung der konstruktiven Verbindung beider Fasersysteme erfolgt durch den Austausch von Fibrillen zwischen Sehnenfasern und Peritenonium.

Die relativ schwache Umhüllung von Einzelbündeln und die starken Umschlingungen von Vereinigungsstellen sprechen dafür, daß diesem Verzweigungssystem eine besondere Bedeutung zukommt. Die Modifikationen des Verzweigungssystems lassen einen Zusammenhang mit der Muskelarchitektur vermuten. Unsere Kenntnisse über den verschiedenartigen Muskelaufbau (parallel-faserig, fächerförmig, einfach, doppelt oder mehrfach gefiedert, z. B.: *M. tibialis anterior*, H. Kolb, 1936), weiterhin über die verschiedene Dicke der Fleischbündel sind zu gering, um für die ausgesprochene Vermutung genügend Beweismaterial liefern zu können. Schließlich sind auch die Beziehungen zwischen Sehne und zugehörigen Muskelfasern bis heute noch nicht hinreichend geklärt. Eine befriedigende Deutung der Variation des Vernetzungssystems ist demgemäß zur Zeit nicht möglich.

Im folgenden soll diskutiert werden, welche mechanischen Aufgaben dem Vernetzungssystem zukommen können. Für die Deutung des Vernetzungssystems sind einmal die Festigkeitseigenschaften der sich miteinander verbindenden Sehne und des Knochens und die Art der Muskeltätigkeit zu beachten. Biermann (1957) sowie Knese und Biermann (1958) haben auseinandergesetzt, daß bei annähernd gleich großer Zugfestigkeit der Sehne und des Knochens von  $1000 \text{ kg/cm}^2$ , aber bei Differenz des Elastizitätsmoduls um fast eine 10er-Potenz, die Ansatzstrukturen die Aufgaben einer Elastizitäts- oder Dehnungsdämpfung bzw. -bremsung haben.

Die Sehnen treten schräg oder annähernd tangential an den Knochen heran. Nach Biermann (1957) und Knese und Biermann (1958) biegen die Sehnenfasern im mikroskopischen Bereich derart um, daß sie senkrecht an der Knochenoberfläche ansetzen. Diese letzte Verlaufsstrecke liegt außerhalb meiner Darstellung durch Lupenpräparation. Jedoch haben die folgenden Überlegungen von den Tatsachen auszugehen, daß der Kraftangriff annähernd senkrecht zur Knochenoberfläche erfolgt.

Mollier (1937) glaubte, das Vernetzungssystem der Sehne gleiche bei Bewegungen die verschiedenartige Zugrichtung der Muskeln aus. Eine beträchtliche Änderung der Zugrichtung ist aber nur bei gelenkfernen Ansätzen möglich, wie z. B. beim *M. biceps brachii*, den ischiocruralen Muskeln und beim *M. iliopsoas*. Bei allen von mir untersuchten Präparaten fiel der zur Knochenoberfläche tangentielle Verlauf der Sehnen auf. Die Verlaufsrichtung der Ansatzsehnen weist damit eine große Ähnlichkeit mit der Richtung der Muskelursprünge an Knochenflächen auf. Bei einigen Muskeln, z. B. dem *M. quadriceps femoris*, erfolgt keine Richtungsänderung der Sehne (*Lig. patellae*) am Ansatz, der *Tub. tibiae*. Im übrigen erstreckt sich das Vernetzungssystem auf einen so engen Raum (5 bis 20 mm), daß der Ausgleich verschiedenartiger Zugrichtungen sehr unwahrscheinlich ist.

In muskelmechanischen Untersuchungen wird der Muskel ohne weitere Berücksichtigung der Tätigkeitsform als Kraftspender angesehen. Bei der Tätigkeit eines Muskels werden nicht alle vorhandenen Muskelfasern gleichzeitig eingesetzt. Bekanntlich liegen in einem Muskel sogenannte motorische Einheiten vor. Als motorische Einheit wird eine Nervenfasern mit den von ihr versorgten Muskelfasern bezeichnet. Diese Einheiten werden mit wechselnder Frequenz innerviert. Somit hängt die Stärke der Muskeltätigkeit von der Anzahl der eingesetzten motorischen Einheiten und deren Entladungsfrequenz ab.

Die Anzahl der Muskelfasern einer motorischen Einheit ist in einzelnen Muskeln verschieden groß. Die ersten Angaben über das Verhältnis der Zahl der Nervenfasern zu der der Muskelfasern machte wohl Leßhaft (1892). Für die obere Extremität findet Leßhaft, daß auf eine Nervenfasern 12,4 Muskelfasern entfallen. Bei dem *M. gastrocnemius* stellt er ein Zahlenverhältnis von 1:2370 fest. Clark (1931) gibt die Größe der motorischen Einheit bei der Katze für den *M. soleus* mit 1:120, für den *M. extensor digit. longus* mit 1:165 und für den *M. gastrocnemius* mit 1:300 bis 1:400 an; nach Buchthal (1958) umfaßt eine motorische Einheit im *M. gastrocnemius* des Menschen 1600 Muskelfasern. Buchthal, Guld und Rosenfalek (1956) zählten am *M. biceps brachii* des Menschen maximal 30 Muskelfasern auf eine Nervenfasern.

Neben der Größe der motorischen Einheiten ist deren Verteilung über den Muskelquerschnitt zu beachten. Feindel (1954) konnte am Kaninchen-

muskel nach selektiver Nervenfärbung bzw. bei teilweiser Ausschaltung von Nerven eine Überlappung der motorischen Einheiten nachweisen und diskutiert entsprechende Angaben der älteren Literatur. Die motorischen Einheiten im *Musculus biceps brachii* und *Musculus extensor digitorum longus communis* des Menschen erstrecken sich über einen Muskelquerschnitt von durchschnittlich 5 mm Durchmesser, im *Musculus opponens pollicis* über 7 mm (Buchthal, Guld und Rosenfalek, 1957; Buchthal, 1958).

Dabei sind die verschiedenen motorischen Einheiten untereinander verflochten. Krnjevic und Miledi (1958) finden, daß die von einer Nervenfasern versorgten Muskelfasern des Diaphragma der Ratte in einem Gebiet von mehreren Millimetern Breite unregelmäßig angeordnet und auch auf mehrere Muskelfaserschichten verteilt sind.

Die Entladungsfrequenz der motorischen Einheit ist bei allen Muskeln gleich groß. Adrian und Bronk (1929) und Adrian (1932) finden beim *M. quadriceps femoris* eine Impulsfrequenz von 20 bis 25 je sec bis maximal 90 je sec. Die Frequenz trägt jedoch im allgemeinen bei geringer Anstrengung 5 bis 10 und bei größerer 20 bis 50 je sec (vgl. Schaefer, 1942; Fulton, 1943; Buchthal, 1958).

Die aufgeführten Tatsachen über die Muskeltätigkeit müssen bei der Deutung der mechanischen Aufgaben der Ansatzstrukturen von Sehnen berücksichtigt werden. Der Zusammenhang zwischen den Muskelfasern einer motorischen Einheit und den Sehnenfasern ist noch unbekannt. Die Verteilung der motorischen Einheiten über den Muskelquerschnitt und deren wechselnde Tätigkeit läßt annehmen, daß nicht sämtliche Bündel einer Sehne zur gleichen Zeit angespannt werden.

Die Muskelkraft tritt in den Ansatzgebieten als Belastung auf. Bei der Einwirkung äußerer Kraft ist zwischen der lokalen Auswirkung am Ansatzpunkt und der auf das ganze Skelettstück zu unterscheiden (Knese, 1955; 1958). Im Rahmen meiner Untersuchungen ist nur die örtliche Belastung am Ansatzpunkt zu untersuchen. Über die Erörterungen von Biermann (1957) und Knese und Biermann (1958) hinaus muß festgestellt werden, wie sich die wechselnde Tätigkeit der motorischen Einheiten in bezug auf die Festigkeit des Ansatzgebietes auswirkt.

Das Muskelansatzgebiet kann mit einer Platte verglichen werden. Zur Beurteilung der Kraftauswirkung auf den Knochen können zunächst Material und Feinstruktur des Ansatzgebietes außer acht gelassen werden. Diese Platte würde durch die wechselnde Tätigkeit der motorischen Einheiten in Schwingungen geraten. Die Schwingungsbäuche oder -knoten müßten durch die wechselnde Tätigkeit der motorischen Einheiten auf der Ansatzplatte ihren Ort wechseln. Es käme zu einer Superposition der Wellen.

Die an verschiedenen Punkten durch den jeweiligen Sehnenzug angreifenden Wechsellasten bewirken eine Verfestigung bzw. Lockerung des Werkstoffes. Hierbei kommt der Lockerung festigkeitstheoretisch eine größere Bedeutung zu, da sie zur Zerrüttung des Materials und damit zur Zerstörung führen kann.

Bei einer örtlichen Pressung oder einem Zug tritt im übrigen durch die Spannungsverteilung ein sogenannter Druck- oder Zugkern auf (Knese, 1956; 1958). Im Bereich des Druckkernes kommt es zur Verfestigung des Materials, im Zugkern aber zur Lockerung. Bei Berücksichtigung der Wechsellast wäre damit die Knochen-sehnenverbindung besonders zu Kontinuitätstrennungen disponiert, da die Schwingfestigkeit geringer als die statische Festigkeit ist. Das Verhältnis der Schwing- zur statischen Festigkeit wechselt bei den verschiedenen Materialien und beträgt im Mittel 1:3.

In dem Vernetzungssystem der Sehnenbündel ist nun eine Einrichtung zu vermuten, die die muskelphysiologisch bedingte Wechsellast zu einer Dauerlast für den Knochen werden läßt. Wenn benachbarte Primärbündel, die zu zwei verschiedenen motorischen Einheiten I und II gehören, ohne Teilung am Knochen ansetzen (Abb. 9A), tritt zunächst am Ansatz  $\alpha$  der Sehnenbündel I eine 10-, 20-, 50fach je sec wechselnde Belastung auf, entsprechende Schwingungsbäuche verteilen sich über die Ansatzplatte. In einer gewissen zeitlichen Versetzung erfolgt bei dem benachbarten Ansatz  $\beta$  wiederum ein vielfacher Lastwechsel je sec. Die Ansatzmembran wird von einem „Kräftehagel“ überfallen, der zu einer Superposition der in ihr auftretenden Schwingungen führt.

Diesen Verhältnissen der Kraftwirkung auf den Knochen bei unverzweigten Sehnenfasern sollen nun jene gegenübergestellt werden, die sich bei der von mir aufgefundenen Ansatzstruktur ergeben. Das Vernetzungssystem der Sehnenbündel (Abb. 9B) führt zunächst dazu, daß durch die Teilung der Primärbündel auf die Ansatzpunkte  $\alpha$  und  $\beta$  am Knochen nur die halbe Last der Sehnenfaser wirkt. Folgt die Tätigkeit der motorischen Einheit II in genügend kurzem Zeitabstand der Krafteinwirkung der motorischen Einheit I, so werden die Ansatzpunkte  $\alpha$  und  $\beta$  von der gleichen Last betroffen. Aus der Wechsellast wird in dem beschränkten Zeitraum der Muskeltätigkeit eine Dauerlast von halber Größe je Ansatzpunkt. Die Belastung der Ansatzfläche ist herabgesetzt und annähernd gleichartig verteilt. Die Beanspruchung wird von der Wechsellast auf eine Dauerlast umgestellt. An die



Stelle der Schwingfestigkeit tritt die dreifach größere Dauerfestigkeit.

Kürzlich haben Bergenthal und Keller (1959) sowie Berlis und Keller (1959) am *M. rect. abd.* des Menschen eine den Sehnen ähnliche Aufspaltung in Primär-Sekundär- und Tertiärbündeln nachgewiesen. Durch Torsion der Bündelungseinheiten und Anastomosen kommt eine Verflechtung zustande. Die Bedeutung dieses Netzsystemes kann hier nicht erörtert werden. Es ist jedoch zu vermuten, daß der Vernetzung der Muskelfasern eine gleiche Aufgabe zukommt wie derjenigen der Sehnenfasern, d. h. Verteilung der durch die wechselnde Tätigkeit der motorischen Einheiten entstehenden Kräfte über den gesamten Muskelquerschnitt.

Zur Beurteilung der Kraftgröße je Sehnenbündel habe ich an Schnittpreparaten der *Linea aspera* (Präparat Biermann, 1957) die Dicke der Tertiärbündel gemessen. Sie beträgt in der statistischen Formulierung  $16 \mu \pm 10$ , das heißt, 90% der Tertiärbündel haben eine Dicke zwischen 6 und  $26 \mu$ . Unter der Annahme

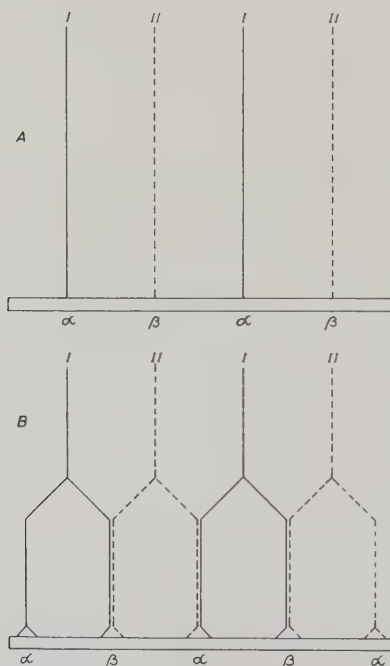


Abb. 9. Schema zur Erläuterung der mechanischen Bedeutung des Vernetzungssystems. Ausgezogene Linien I und gestrichelte II bedeuten Sehnenfasern zweier motorischer Einheiten. Die Balken stellen Knochenoberflächen dar.  $\alpha$  und  $\beta$  sind die Ansatzpunkte (Endpinsel) der Sehnenfasern. A unverzweigt ansetzende Sehnenfasern: Volle Krafteinwirkung eines Bündels auf die Ansatzstellen  $\alpha$  und  $\beta$ . B Ansatz mit Faserdurchflechtung: Halbe Kraftgröße für  $\alpha$  bzw.  $\beta$

eines kreisförmigen Querschnittes mißt die Ansatzfläche eines Bündels  $200 \mu^2$ . Wird gemäß Abb. 9A ein Tertiärbündel einem durchlaufenden Primärbündel gleichgesetzt, so erreicht die Belastung des Knochens maximal die der Zugfestigkeit der Sehnen. Bei einer Zugfestigkeit der Sehne von  $1000 \text{ kg} \cdot \text{cm}^{-2}$  (Rollhäuser, 1951) betrage die Last je Bündel 2 g. Bei dem vorliegenden Vernetzungssystem und unter der Annahme, daß ein Tertiärbündel aus Primärbündeln zweier verschiedener motorischer Einheiten entsteht, erfolgt eine Herabsetzung der Last. Da die sich zu einem Tertiärbündel vereinigenden Sekundärbündel etwa gleich stark sind, kann die Belastung auf  $200 \mu^2$  Ansatzfläche am Knochen mit 1 g veranschlagt werden.

Diese Deutung der Ansatzstrukturen hat für die Dauer einer tetanischen Tätigkeit des Muskels, das heißt für einen relativ kurzen Zeitraum, Gültigkeit. Nun tritt aber im Rahmen des Bewegungsspiels eine wechselnde Aktion des einzelnen Muskelindividuums auf, sei es, daß Phasen der absoluten Ruhe mit solchen der Tätigkeit abwechseln oder daß sich die Kraftgröße ändert. Damit ergibt sich eine wechselnde Belastung des Ansatzpunktes am Knochen über einen längeren Zeitraum hin. Schließlich ist zu berücksichtigen, daß eine Muskelaktion ziemlich „plötzlich“ einsetzt. Die momentane Laststeigerung wirkt als Reißlast, das heißt als dynamische Belastung (vgl. Knese, Hahne und Biermann, 1955). Die Möglichkeit des Auffangens dieser in relativ großen Zeiträumen wechselnden Reißlasten soll gleichzeitig mit der Frage erörtert werden, ob auch dem Material nach eine Schwingungsdämpfung an den Knochenansatzpunkten anzunehmen ist.

Bei dem bisherigen Deutungsversuch wurde nämlich nur die Sehnenstruktur, nicht aber das Material der Ansatzfläche berücksichtigt. Im Bereich der ursprünglich knorpeligen Apophysen haben Knese und Biermann (1958) als Endzustand beim Erwachsenen einen parallelfaserigen Faserknorpel nachgewiesen. Die Verfasser konnten wahrscheinlich machen, daß diese Gewebeform als Elastizitäts- oder Dehnungsbremse wirkt (s. o.). Es ist aber darüber hinaus zu vermuten, daß dieser Faserknorpel für nicht abgefangene Wechsellasten eine Dämpfung der Schwingungen bewirkt. Eine ähnliche Aufgabe ist den Fasernetzen im Bereich diaphysärer Ansätze, wie sie Biermann (1957) und ich als Bodenschicht bei der Linea aspera beschrieben haben, zuzusprechen.

Die Flächenlast an zirkumskripten Ansätzen ist geringer als die Zugfestigkeit der Sehnen. Da fast alle Sehnen eine Vergrößerung ihres Querschnittes in Ansatznähe zeigen, liegt die Flächenbelastung an zirkumskripten Ansätzen unter  $1000 \text{ kg} \cdot \text{cm}^{-2}$ .

Die gewonnenen Vorstellungen über die Kräfte im Bereich zirkumskripten Ansätze gestatten auch eine Interpretation der Struktur der Muskelursprungsflächen. Bekanntlich besitzen die Muskelursprungsflächen an Becken und Scapula nur eine sehr dünne Corticalis, die dem spongiösen Maschenwerk aufsitzt. Diese Flächen stellen Rahmenkonstruktionen mit verdickten Rändern und dünner Innenplatte dar, die einer Torsion durch ungleichartig verteilte Belastung einen guten Widerstand leisten.

Nach dem Prinzip *Actio* gleich *Reactio* ist die Kraft am flächenförmigen Ursprung von gleicher Größe wie am zirkumskripten Ansatz. Die Ursprungsfläche der kleinen Gluteen, z. B. an der *Facies glutea* des Darmbeines, hat nach Bestimmung an zwei Präparaten eine Ausdehnung von etwa  $120 \text{ cm}^2$  (121;  $126 \text{ cm}^2$ ). Bei einer maximalen Muskelkraft von 120 kg (Knese, persönliche Mitteilung) beträgt die Flächenbelastung am Ursprung der kleinen Gluteen  $1 \text{ kg/cm}^2$ , das heißt  $\frac{1}{1000}$  der Zugfestigkeit der Sehne. Die Last je Flächeneinheit an den flächenförmigen Ursprüngen ist so weit herabgesetzt, daß die dünne kortikale Schicht den genügenden Verformungswiderstand leistet.

Die von mir bestimmte geringe Flächenlast an ausgebreiteten Ursprüngen läßt auch verständlich erscheinen, daß aponeurotisch umgestaltete Fascien Muskeln zum Ursprung dienen (vgl. Knese, 1959). Nach v. Bardeleben (1882) haben  $\frac{2}{3}$  aller Muskeln am Ursprung oder Ansatz bzw. an beiden Verbindungen mit Fascien. Die oben für die kleinen Gluteen durchgeführte Überschlagsrechnung läßt vermuten, daß die aponeurotisch veränderten Fascien den Zugkräften des Muskels genügend Widerstand zu leisten vermögen. Für die Sicherung der Bewegungsaufgaben der Muskeln sind die aponeurotischen Fascien mit dem Knochen bzw. dem Periost an bestimmten Orten verbunden, die *Fascia glutea* mit der *Crista iliaca*, die *Fascia cruris* mit der *Crista anterior tibiae* usw.

Weidenreich (1922), der unter anderem auf die Rahmenkonstruktion der platten Knochen hinweist, ist der Meinung, eine Zunahme der Muskelmasse führe nur zu einer Flächenentfaltung des Knochens. Die großen Muskelfelder stellten die schwächsten

Orte des Skelettstückes dar. Die Flächenvergrößerung zur Bildung von Muskelursprungsfeldern zeigen auch die Schäfte der Röhrenknochen. In den P. N. A. 1955 wird ausdrücklich darauf hingewiesen, daß der Schaft aller langen Knochen eine dreikantige Gestalt besitze. Von Knese, Hahne und Biermann (1955) wurde nachgewiesen, daß diese dreikantige Form der Röhrenknochen mit rundlicher Markhöhle ein hohes Widerstandsmoment für Biegebelastungen mit einer relativ großen Knochenoberfläche für Muskelursprünge verbindet. Eine endgültige Deutung der Beziehungen zwischen Muskel und Knochen, und zwar als flächenförmiger, linienförmiger und punktförmiger Ansatz, ist nur durch eine Diskussion der Muskelanordnung und Muskelform in bezug auf die Haltungs- und Bewegungsleistung zu erhalten.

Die Befunde über den Faseraufbau der Ansatzstrukturen verlangen noch eine Diskussion, ob im Bereich von Sehnenansätzen ein Periost vorhanden ist oder nicht. Schneider (1956) stellt die verschiedenen Ansichten über die Periostverhältnisse an Sehnenansätzen zusammen und kommt selbst zu dem Ergebnis, daß ein Periostüberzug im Bereich der Sehneninsertionen fehle. Biermann (1957) und Knese und Biermann (1958) weisen darauf hin, daß die Entscheidung, ob ein Periost vorhanden sei oder nicht, die Definition des Periostes voraussetzt. Ein Periost als geschlossene Fasermembran fehlt im Bereich der Ansätze. In den Sehnenansatzgebieten liegt dem Knochen eine Bindegewebsschicht an, die während der Entwicklung osteogene Potenzen und eine besondere Faserstruktur besitzt. Damit kommen die Verfasser zu der Auffassung, daß an Sehnen- und Bandansätzen ein Periost von besonderer Bauart vorhanden sei. Schneider (1956) gibt an, daß das Periost an den Tuberositäten in das Peritenonium ext. der Sehne übergeht.

Nach meinen Untersuchungen spaltet sich das Periost beim Erreichen des Ansatzes in zwei Anteile. Der periphere Teil geht in das Peritenonium externum der ansetzenden Sehne über, der andere Teil liegt dem Knochen weiterhin auf und überzieht die Ansatzfläche. Dieser verliert an Faserdichte und wird weitmaschig. Auf der Rauigkeit sind die Periostfasern nicht eindeutig weiter zu verfolgen, weil sie die einlaufenden Sehnenfasern über- und unterkreuzen und dann durch den Faserknorpel maskiert werden. Es besteht jedoch kein Zweifel, daß im Bereich der Sehneninsertionen Periostfasern vorhanden sind. Wie bei allen Durchflechtungen



faseriger Strukturen macht ein Fibrillenaustausch zwischen Periost, Sehnenfasern und Peritenonium eine Unterscheidung häufig schwierig, zu welcher Bildung die Fasern gehören. Der Gegensatz meiner Auffassung und der von Biermann (1957) zu der von Schneider (1956) und Turner und Boni (1958) beruht demgemäß auf der verschiedenartigen Definition des Periostes.

### E. Zusammenfassung

1. Mit Hilfe der Lupenpräparation wurde die Sehnenstruktur von drei apophysären (*Tuberositas radii*, *Tuberositas tibiae*, *Tuberositas calcanei*) und zwei diaphysären (*Linea aspera*, *Tuberositas glutea*) Muskelansätzen am Knochen untersucht. Das Material wurde an 20 Leichen im Alter von 18 bis 77 Jahren gewonnen.

2. Bei allen Präparaten fand ich in der Ansatzstruktur ein Vernetzungssystem der Sehnenfasern. Durch die Teilung der Primärstränge entstehen Sekundärstränge, von denen sich je zwei zu einem Tertiärbündel zusammenlegen.

3. Die Tertiärbündel endigen in Endpinseln, deren Fasern sich bei den diaphysären Ansätzen zum Teil mit einer Faserschicht verbinden, die der Ansatzfläche parallel verläuft und aus Faseranteilen der Sehne und des benachbarten Periostes besteht. An den apophysären Ansätzen werden die Endpinsel ein Bestandteil des Faserknorpels an der Oberfläche der Apophyse.

4. Auf allen Ansatzflächen verbreiten sich verschieden starke Anteile der umgebenden Periostfaserung.

5. Zur Deutung der Ansatzstruktur werden sowohl festigkeits-theoretische als auch muskelphysiologische Erkenntnisse herangezogen, vor allem die wechselnde Tätigkeit der motorischen Einheiten und die Verteilung der zugehörigen Fasern über den Muskelquerschnitt. Durch die Vernetzung der Fasern wird die angreifende Kraft von einer Wechsellast, die zu einer Zerrüttung führen müßte, zu einer Dauerlast mit halber Größe je Ansatzpunkt, das heißt zu  $1 \text{ g}/200 \mu^2$ , dem Durchmesser eines Tertiärbündels, umgestellt. Im Vergleich mit den zirkumskripten Ansätzen wurde die Flächenlast an Ursprungsflächen bestimmt, und zwar für die kleinen Gluteen mit  $1 \text{ kg} \cdot \text{cm}^{-2}$ .

### Schrifttum

Adrian, E. D.: The mechanism of nervous action. London: Homphrey Milford, Oxford University press (1932).

- Adrian, E. D., and D. W. Bronk: The discharge of impulses in motor nerve fibres. *J. Physiol.* **67** (1929) 119–151.
- Bardeleben, K. v.: Muskel und Fascie. *Jen. Z. Naturw.* **15** (1882) 390–417.
- Bergenthal, E., und L. Keller: Untersuchungen am Skelettmuskel. I. Mitteilung: Der Bau des Musculus rectus abdominis des Menschen. *Morph. Jb.* **100** (1959) 265–296.
- Berlis, G., und L. Keller: Untersuchungen am Skelettmuskel. II. Mitteilung: Der Bau des Primärbündels. *Morph. Jb.* **100** (1959) 297–321.
- Biermann, H.: Die Knochenbildung im Bereich periostaler-diaphysärer Sehnen und Bandansätze. *Z. Zellforsch.* **46** (1957) 635–671.
- Buchthal, F.: Einführung in die Elektromyographie. Urban und Schwarzenberg, München und Berlin 1958.
- Buchthal, F., C. Guld and P. Rosenfalek: Volume conduction of the spike of the motor unit potential investigated with a new type of multi-electrode. *Acta physiol. scand.* **38** (1956) 331–354.
- Multielectrode study of the territory of a motor unit. *Acta physiol. scand.* **39** (1957) 83–104.
- Clark, D. A.: Muscle counts of motor units: a study in innervation ratios. *Amer. J. Physiol.* **96** (1931) 296–304.
- Dolgo-Saburoff, B.: Über Ursprung und Insertion der Skelettmuskeln. *Anat. Anz.* **68** (1929/1930) 80–87.
- Eisler, P.: Die Muskeln des Stammes. Gustav Fischer, Jena 1912.
- Feindel, W.: Anatomical overlap of motor-units. *J. comp. Neur.* **101** (1954) 1–17.
- Fulton, J. F.: Physiology of the nervous system. London, New York, Toronto: Oxford University Press 1943.
- Knese, K.-H.: Belastungsuntersuchungen des Oberschenkels unter der Annahme des Knickens. *Morph. Jb.* **97** (1956) 405–452.
- Knochenstruktur als Verbundbau (Versuch einer technischen Deutung der Materialstruktur des Knochens). In: *Zwängl. Abh. a. d. Gebiet der norm. u. path. Anat.*, H. 4, Georg Thieme, Stuttgart 1958.
- Neuere Untersuchungen über die Knochenbildung und ihre Beeinflussungsmöglichkeiten. *Dtsch. Zahnärztl. Zschr.* **14** (1959) 925–932, 989 bis 1000.
- Knese, K.-H., u. H. Biermann: Die Knochenbildung an Sehnen- und Bandansätzen im Bereich ursprünglich chondraler Apophysen. *Z. Zellforsch.* **49** (1958) 142–187.
- Knese, K.-H., O. H. Hahne u. H. Biermann: Festigkeitsuntersuchungen an menschlichen Extremitätenknochen. *Morph. Jb.* **96** (1955) 141–209.
- Kolb, H.: Morphologische und funktionelle Analyse des Musculus tibialis anterior. *Z. Anat.* **106** (1936) 770–781.
- Körner, F.: Das Myon, das konstruktive Bauelement des Muskels. *Z. Anat.* **109** (1939) 609–623.
- Krnjević, K., and R. Miledi: Motor units in the rat diaphragm. *J. Physiol.* **140** (1958) 427–439.
- Lubosch, W.: Muskel und Sehne. *Morph. Jb.* **80** (1937) 89–178.
- Mollier, G.: Beziehungen zwischen Form und Funktion der Sehnen im Muskel-Sehnen-Knochensystem. *Morph. Jb.* **79** (1937) 161–199.

- Petersen, H.: Über den Feinbau der menschlichen Skeletteile. Roux' Arch. **112** (1927) 112—141.
- Rollhäuser, H.: Konstitutions- und Altersunterschiede in Festigkeit kollagener Fibrillen. Morph. Jb. **90** (1951) 157—179.
- Schaefer, H.: Elektrophysiologie. **II**. Franz Deuticke, Wien 1942.
- Schneider, H.: Zur Struktur der Sehnenansatzzonen. Z. Anat. **119** (1956) 431—456.
- Schreiber, H.: Der Muskelapparat des duodenalen Choledochusendes (Papilla Vateri) beim Menschen. Arch. klin. Chir. **206** (1944) 211—232.
- Siegelbauer, F.: Lehrbuch der normalen Anatomie des Menschen. 4. Aufl., Urban und Schwarzenberg, Berlin und Wien 1940.
- de Sousa, M.: Sur la morphologie du tendon terminal du m. biceps brachii et son interprétation fonctionnelle. Compt. rend. Ass. anat.
- Turner, J., u. V. Boni: Zur Struktur epiphysärer Sehnenansätze. Zbl. Path. **97** (1958) 534—538.
- Weidenreich, F.: Über die Beziehung zwischen Muskelapparat und Knochen und den Charakter des Knochengewebes. Verh. Anat. Ges. Erg. h. **55** (1922) 28—53.
- Weiss et H. Rouvière: Sur la texture des tendons. Bibliogr. Anat. **25** (1914) 29—33.

Peter Jipp,

Anatomisches Institut der Universität Kiel, Neue Universität

*Institut d'Anatomie de l'Université de Marbourg sur Lahn*<sup>1</sup>

*(Directeur: Prof. Dr. K. Niessing)*

*et*

*Institut d'Anatomie de l'Université de Gießen*

*(Directeur: Prof. Dr. H. Rollhäuser)*

## **Le ganglion ciliaire chez „*Chalcides ocellatus*“**

**(Contribution à l'étude de l'anatomie  
comparée du système nerveux végétatif)**

Par

**P. Santamaría-Arnáiz**

Avec 10 figures

(Reçu le 27 octobre 1959)

### **I**

#### **État actuel du problème**

Nous avons trouvé dans la bibliographie consultée de nombreux travaux, ayant trait au ganglion ciliaire; aucun d'entre eux, cependant ne se rapporte au ganglion ciliaire chez les reptiles.

Les travaux de Corning, Retzius et Haller v. Hallerstein, sont consacrés à l'anatomie du nerf moteur oculaire commun et du ganglion ciliaire en général.

Le ganglion ciliaire des différents ordres de poissons et des amphibiens a été étudié par beaucoup d'auteurs, parmi lesquels nous citerons Tretjakoff, Norris and Hugnes, Pankratz et Gaupp.

Cords, Carpenter et Terzuolo décrivent le ganglion ciliaire des oiseaux.

La bibliographie sur le ganglion ciliaire des mammifères est si connue, que nous ne considérons pas nécessaire de la citer.

---

<sup>1</sup> Ce travail a été commencé dans l'Institut d'Anatomie de Marbourg et fini dans l'Institut d'Anatomie de Gießen.



Haller v. Hallerstein, dans une étude comparée de l'anatomie du ganglion ciliaire, fait une rapide description du ganglion chez les sauropsidés; nous croyons cependant que la disposition qu'il y décrit n'est valable que pour les oiseaux, puisqu'elle ne concorde pas avec celle que nous avons pu observer chez *Chalcides*.

Le présent travail, avec la description du ganglion ciliaire d'un reptile, comblera, donc, cette lacune et nous permettra d'établir plus précisément la ligne d'évolution de ce ganglion dans les différentes classes des Chordés.

## II

### Matériel et technique

Ces recherches ont été réalisées sur plusieurs exemplaires de *Chalcides ocellatus* fournis par l'Institut d'Anatomie de Marbourg sur Lahn.

Les exemplaires qui ont été l'objet de notre étude ont été fixés dans le mélange de Bouin. Après inclusion dans la paraffine selon la technique habituelle, ils ont été débités en coupes sériees, perpendiculaires à l'axe craniocaudal de l'animal, ou parallèles au plan sagittal.

Comme techniques de coloration, l'hématoxyline-éosine, l'hématoxyline ferrique-fuchsine et l'azan d'après Heidenhain ont été utilisées.

## III

### Exposition de nos recherches

L'objet principal de ce travail sera une étude surtout topographique du ganglion ciliaire chez cette espèce. Nous divisons cette étude en trois parties:

- A. Une rapide étude de la région où le ganglion se trouve, avec une description détaillée des nerfs avec lesquels il entre en rapport.
- B. Étude des rapports topographiques du ganglion ciliaire.
- C. Étude de ses rameaux nerveux afférents et efférents.

A. Les nerfs qui nous intéressent par leurs rapports plus ou moins directs avec le ganglion sont: l'ophtalmique (V, 1), le pathétique (IV), le moteur oculaire externe (VI) et le moteur oculaire commun (III).

Nerf ophtalmique. Ce nerf se trouve relativement isolé du reste du trijumeau. Le trijumeau, peu après son origine, traverse

la base du crâne et se divise immédiatement après en deux branches qui pénètrent dans deux masses ganglionnaires différentes. La plus volumineuse d'entre elles donne naissance aux nerfs maxillaires supérieur et inférieur (mandibulaire), ainsi qu'à d'autres petits rameaux, qui prennent naissance indépendamment et qui finissent dans l'épaisseur des muscles masticateurs. (Voir la fig. 1.) L'autre donne naissance au nerf ophtalmique.

Ce dernier ganglion de l'ophtalmique est placé en dedans et surtout au devant de celui des maxillaires, de sorte que seulement l'extrémité antérieure du ganglion des maxillaires et l'extrémité postérieure de celui de l'ophtalmique ont des rapports entre elles.

Le ganglion de l'ophtalmique a la forme d'un fuseau extrêmement long, avec le grand axe en direction antéropostérieure. Ses rapports topographiques peuvent se résumer sous la forme suivante :

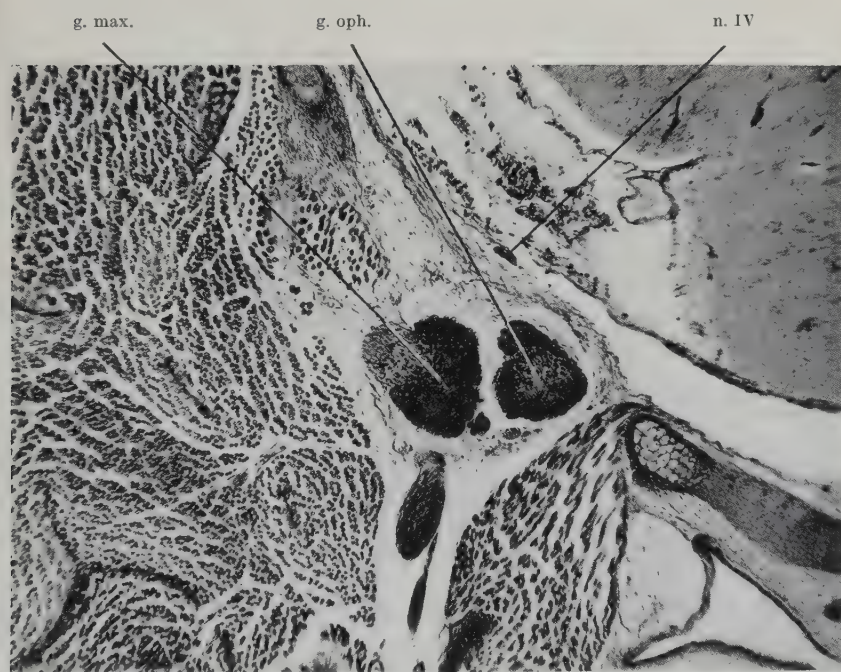


Fig. 1. Coupe frontale de la région rétroorbitaire au niveau du ganglion du nerf ophtalmique. Gross. 74×.

g. max.	ganglion des maxillaires
g. oph.	ganglion de l'ophtalmique
n. IV	nerf pathétique

L'extrémité postérieure se trouve entre la base du crâne et le ganglion des maxillaires.

Le corps est placé entre la base du crâne et les branches qui sortent du ganglion des maxillaires.

L'extrémité antérieure se trouve entre la base du crâne et les muscles masticateurs.

La racine afférente à ce ganglion entre par son extrémité postérieure. De l'extrémité antérieure naissent deux branches nerveuses qui correspondent aux nerfs frontal et nasociliaire.

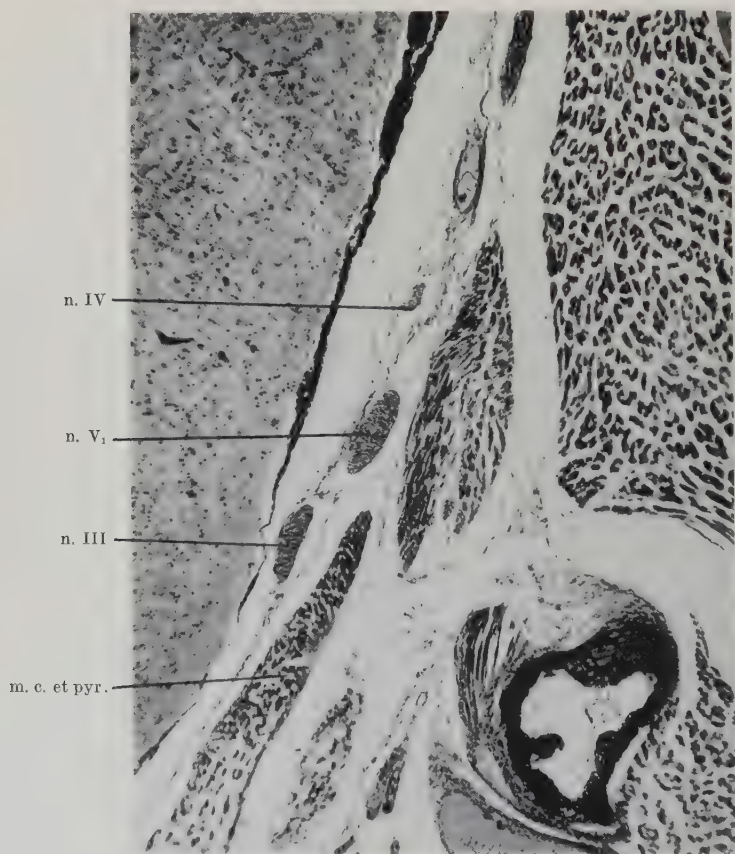


Fig. 2. Coupe frontale des nerfs oculaires un peu avant d'entrer dans l'orbite. Gross. 91  $\times$ .

- |                   |  |
|-------------------|--|
| n. IV             | nerf pathétique                              |
| n. V <sub>1</sub> | nerf ophtalmique                             |
| n. III            | nerf moteur oculaire commun                  |
| m. c. et pyr.     | masse commune aux muscles carré et pyramidal |

Le nerf frontal se dirige obliquement en avant, en dehors et en haut, et se situe au-dessus du globe oculaire. Là, il arrive au rebord orbitaire supérieur, sort de l'orbite et finit dans les téguments de la région qui se trouve au-dessus de l'oeil.

Le nerf nasociliaire suit en avant la direction du ganglion, et se rapproche de plus en plus de la ligne médiane, en restant constamment en contact avec la base du crâne. De cette façon il vient se placer entre les nerfs moteur oculaire commun et pathétique. (Fig. 2.)

Plus en avant il se situe au-dessus du muscle pyramidal (Fig. 3) et pénètre ainsi dans l'orbite, puis se place entre les muscles droit supérieur et pyramidal, où il se divise en deux rameaux terminaux très inégaux: nasal et ciliaire. (Fig. 4.)

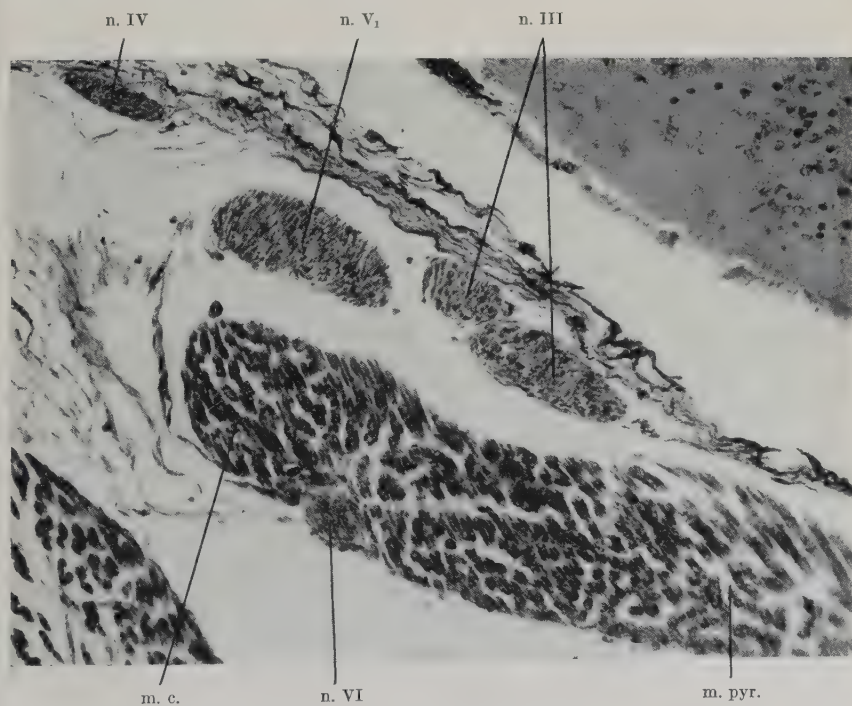


Fig. 3. Coupe frontale des nerfs oculaires à leur entrée dans l'orbite. Gross. 396×.

n. IV	nerf pathétique
n. V <sub>1</sub>	nerf ophtalmique
n. III	nerf moteur oculaire commun
m. pyr.	muscle pyramidal
m. c.	muscle carré
n. VI	nerf moteur oculaire externe



Le rameau nasal est le plus gros. Il suit la même direction que le tronc nasociliaire, traverse l'orbite d'arrière en avant, s'applique au septum interorbitaire, et finit dans les fosses nasales et dans les téguments voisins.

Quant au rameau ciliaire, celui qui nous intéresse le plus, il pénètre profondément dans le muscle pyramidal et se porte en avant dans l'épaisseur de ce muscle, jusqu'à ce qu'il trouve le ganglion ciliaire, comme nous le verrons par la suite. En arrivant à cet endroit, il passe au-dessus du ganglion sans y pénétrer (Fig. 6) et, lorsque le nerf se trouve devant le ganglion et en dehors de lui, il se mêle aux nerfs ciliaires courts, qui en sortent.

Nerf pathétique. Ce nerf sort de la face postérieure du mésencéphale et se porte en dehors jusqu'à trouver la base du crâne, à peu près à la hauteur du ganglion des maxillaires. Dès ce moment il prend une direction semblable d'abord à celle de l'ophtalmique, puis plus en avant à celle du nasociliaire, mais le pathétique se trouve au début séparé de l'ophtalmique par la base du crâne. (Fig. 1.)

Après un long trajet à l'intérieur du crâne, il en sort et se place immédiatement au-dessus du nerf ophtalmique (Fig. 2). Il continue son trajet en avant et, avec les mêmes rapports, pénètre dans l'orbite. Il y rencontre le muscle droit supérieur et se place au-dessus de lui. De cette façon ses rapports avec l'ophtalmique disparaissent, puisqu'il s'en trouve séparé par le muscle (Fig. 4).

Il croise, donc, le muscle droit supérieur par dessus et, en contournant son bord antérieur, il trouve de nouveau le nerf ophtalmique, dont il est cependant moins proche qu'il ne l'était avant d'aborder le muscle droit; pendant ce temps, le pathétique s'est appliqué à la face interne de la sclérotique.

Peu après il vient se placer entre le nerf ophtalmique et le bord inférieur du muscle grand oblique et, après un court trajet dans cette situation, pénètre et distribue ses fibres dans ce dernier.

Nerf moteur oculaire externe. Ce nerf naît de la protubérance et après un court trajet dans l'intérieur du crâne, traverse sa base et se place dans un long conduit excavé en elle, qui se termine vers l'avant dans ce que nous pouvons considérer comme le myodome postérieur de l'oeil.

En ce point, le nerf rencontre l'extrémité postérieure de la masse commune aux muscles carré et pyramidal, et il s'introduit dans sa

profondeur (Fig. 7). Le nerf et le muscle sont alors seulement séparés de l'hypophyse par du tissu conjonctif.

Le nerf suit au début la même direction que la masse musculaire commune. Lorsque les deux parties de celle-ci se séparent, le nerf se situe entre les deux et les innerve (Fig. 3). À partir d'ici, le nerf moteur oculaire externe prend une direction oblique en avant et en dehors jusqu'à trouver le muscle droit externe où il pénètre et se termine.

Nerf moteur oculaire commun. Ce nerf sort de la cavité du crâne en un point situé plus en avant et en dedans que pour tous ceux que nous avons déjà étudiés. Il pénètre dans l'orbite par sa paroi postérieure et se place immédiatement au-dessus de la masse commune des muscles carré et pyramidal.

Il acquiert alors des rapports très importants avec le nerf nasociliaire qui se trouve en dehors de lui, et a également des rapports avec le moteur oculaire externe à travers la masse musculaire mentionnée.

Il se porte ensuite en avant vers la région centrale de l'orbite. Bientôt il se divise en deux branches. La branche supérieure suit la direction du tronc commun et s'approche encore d'avantage de l'ophtalmique avec lequel il se met en contact sans que pourtant les fibres des deux nerfs viennent se mêler. Cette branche se termine dans le muscle droit supérieur.

La branche inférieure se situe au-dessous du droit supérieur, entre ce muscle et le pyramidal; elle se porte en bas et en dedans obliquement, et croise la face interne du pyramidal. En croisant la face interne de ce muscle, elle donne naissance au rameau ciliaire, que nous étudierons ensuite (Fig. 4). Elle passe en dedans du muscle droit externe, se dirige obliquement en avant et en bas, et atteint l'extrémité interne de la face inférieure du droit inférieur.

Puis, après avoir innervé ce muscle, le nerf suit la même direction que lui. Il donne un rameau qui se porte en dedans et en haut obliquement, pour arriver au droit interne (Fig. 5). Enfin, en rencontrant plus en avant le petit oblique, il abandonne le droit interne et pénètre dans l'oblique.

## B. Ganglion ciliaire.

Description du ganglion. Le ganglion ciliaire, placé dans le centre de l'orbite, est enfermé dans l'épaisseur du muscle pyra-

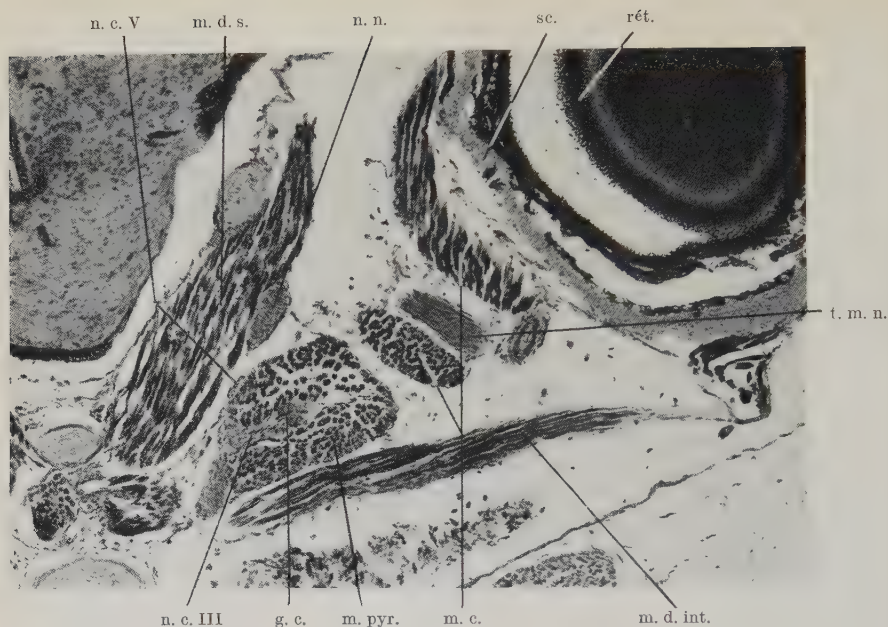


Fig. 4. Coupe frontale de l'orbite au niveau du ganglion ciliaire. Gross. 85 $\times$ .

n. c. V	nerf ciliaire de l'ophtalmique
m. d. s.	muscle droit supérieur
n. n.	nerf nasal
sc.	sclérotique
rét.	rétine
t. m. n.	tendon de la membrane nictitante
n. c. III	nerf ciliaire du moteur oculaire commun
g. c.	ganglion ciliaire
m. pyr.	muscle pyramidal
m. c.	muscle carré
m. d. int.	muscle droit interne

midal; il sera donc séparé de la plupart des organes voisins par cette masse musculaire.

Le muscle pyramidal s'insère en une masse commune au muscle carré, au fond du myodome postérieur, au voisinage direct de l'hypophyse. Cette masse commune renferme comme nous l'avons déjà vu le moteur oculaire externe (Fig. 7).

Cette masse musculaire a une direction antéropostérieure et pénètre dans le cône formé par les muscles droits, en passant entre les droits supérieur et externe (Fig. 4).

Avant d'entrer dans le cône des muscles droits, elle laisse distinguer les deux muscles qui en proviennent: le carré et le pyramidal.

Le muscle carré se situe au-dessus et surtout en dehors du pyramidal, s'infléchit pour contourner le tendon, dont les extrémités se terminent dans la membrane nictitante, et puis va vers l'arrière pour s'attacher à la partie externe et postérieure du bulbe oculaire (Figs. 4 et 8).

Le muscle pyramidal suit en avant la même direction qu'avait la masse commune, entoure le nerf optique, et finit par s'attacher au bulbe oculaire autour du nerf optique (Fig. 8).

À l'endroit où le pyramidal passe entre les droits supérieur et externe, et pénètre ainsi dans le cône musculaire de l'oeil, on peut trouver dans son épaisseur le ganglion ciliaire (Fig. 4).

L'unique organe, avec lequel le ganglion est en contact direct (indépendamment du muscle pyramidal), est le nerf ciliaire long, qui, né du nasociliaire, comme nous l'avons vu, pénètre dans l'é-

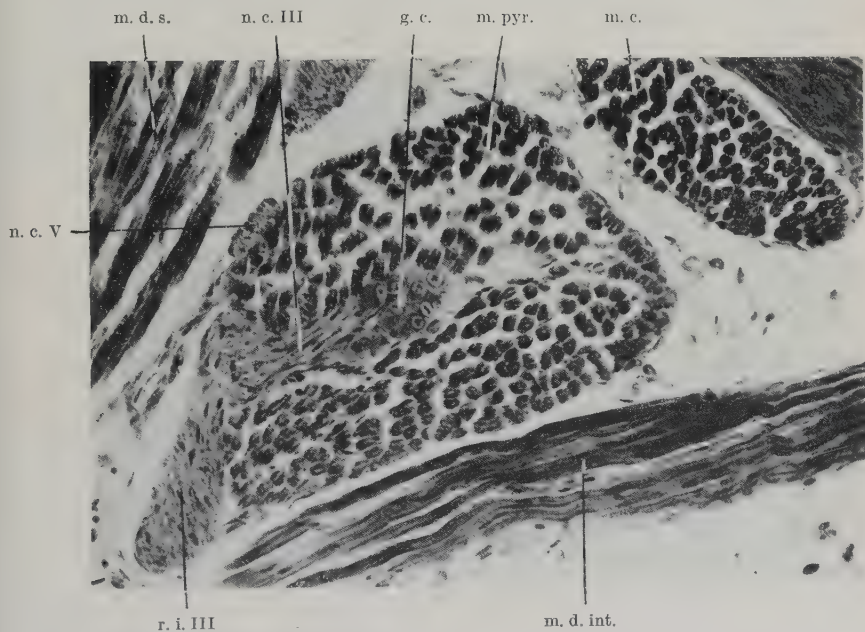


Fig. 5. Coupe frontale du muscle pyramidal au niveau du ganglion ciliaire. Gross. 396×.

m. d. s.	muscle droit supérieur
n. c. III	nerf ciliaire du moteur oculaire commun
g. c.	ganglion ciliaire
m. pyr.	muscle pyramidal
m. c.	muscle carré
n. c. V	nerf ciliaire de l'ophtalmique
r. i. III	rameau inférieur du moteur oculaire commun
m. d. int.	muscle droit interne



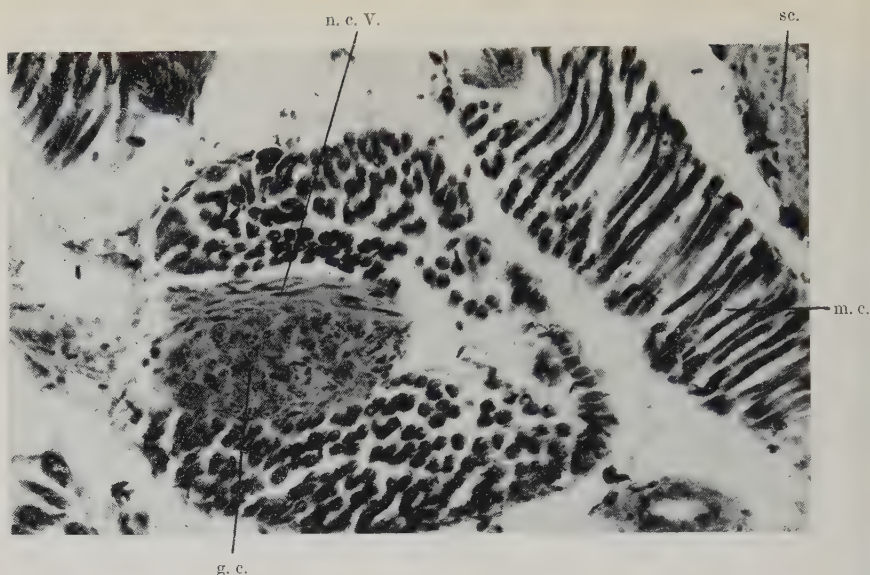


Fig. 6. Coupe frontale du ganglion ciliaire et du nerf ciliaire de l'ophtalmique. Gross. 396 $\times$ .

n. c. V	nerf ciliaire de l'ophtalmique
sc.	sclérotique
m. c.	muscle carré
g. c.	ganglion ciliaire

paaisseur du muscle et se met en contact avec le ganglion, en se plaçant au-dessus de lui (Fig. 6 et 8). Dans tous les autres rapports topographiques du ganglion ciliaire, il y a interposition soit du pyramidal, soit de tissu conjonctif. Nous pouvons résumer ces rapports de la façon suivante:

En haut, nerf ophtalmique, muscle droit supérieur, nerf pathétique et base du crâne.

En bas, muscle droit externe et nerf moteur oculaire externe.

En dedans, nerf moteur oculaire commun (rameau inférieur) et le muscle droit inférieur.

En dehors, muscle carré, tendon de la membrane nictitante et sclérotique.

Tous ces rapports comportent l'interposition du muscle pyramidal (Fig. 4).

En avant, nerf optique et bulbe oculaire, à travers une masse de tissu conjonctif (Fig. 8).



Fig. 7. Coupe frontale des myodomes postérieurs des orbites. Gross. 98×.

m. c. et pyr.	masse commune aux muscles carré et pyramidal
n. VI	nerf moteur oculaire externe
h.	hypophyse
ph.	pharynx

En arrière se trouve la plus grande partie de la masse musculaire que constituent les muscles carré et pyramidal, et le nerf moteur oculaire externe (Fig. 8).

Structure du ganglion. Carpenter, en étudiant le ganglion ciliaire du coq, observe qu'il est composé de deux parties: une région A constituée par de petits neurones, et une région B constituée par de grands neurones.

Haller v. Hallerstein décrit ensemble, comme nous l'avons dit, le ganglion ciliaire des oiseaux et des reptiles. Il y confirme l'existence des deux parties signalées par Carpenter et affirme que la région A est innervée par le nerf ophtalmique tandis que la région B est innervée par le moteur oculaire commun.

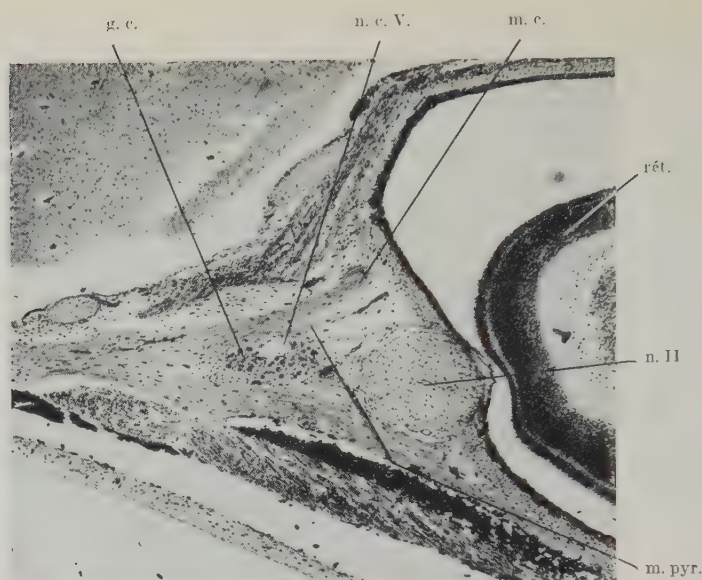


Fig. 8. Coupe parasagittale de l'orbite au niveau de l'inflexion du muscle carré. Gross.  $74\times$ .

g. c.	ganglion ciliaire
n. c. V.	nerf ciliaire de l'ophtalmique
m. c.	muscle carré
rét.	rétine
n. II	nerf optique
m. pyr.	muscle pyramidal

Nous n'avons pas utilisé dans nos recherches une technique qui nous permette d'étudier avec précision la structure du ganglion, puisque, nous le répétons, ce n'était pas l'objet de notre étude.

Cependant, nous pouvons assurer que la structure du ganglion chez *Chalcides* est constitué seulement par de grands neurones, régulièrement distribués, sans qu'il nous soit possible d'y trouver une autre sorte de neurones et bien moins encore deux régions distinctes (Fig. 9).

Chez les oiseaux pourtant, sur des préparations destinées à une étude sur le ganglion ciliaire de *Passer*, nous pouvons confirmer la disposition décrite par Carpenter chez le coq.

Partant nous considérons que le ganglion ciliaire dans ces deux groupes de vertébrés, reptiles et oiseaux, doit être étudié séparément et qu'on ne doit pas parler du ganglion des sauropsiés en général.

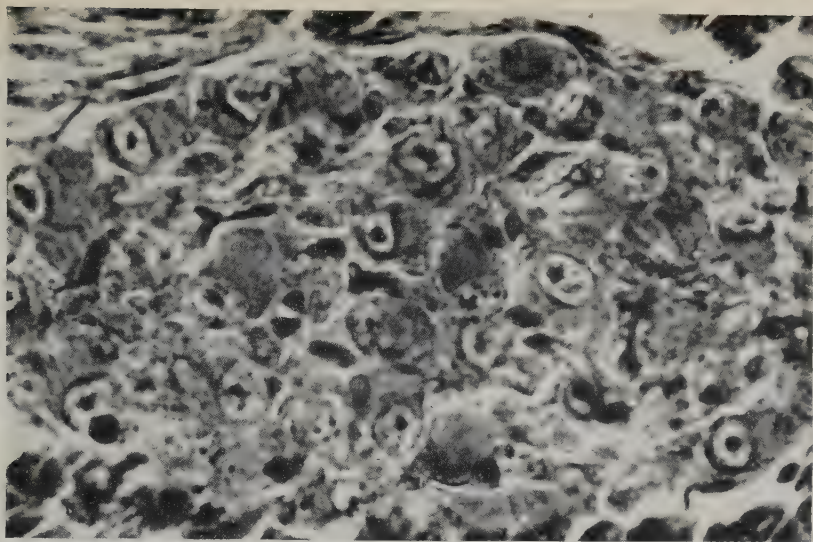


Fig. 9. Coupe frontale du ganglion ciliaire. Gross, 1850  $\times$ .

Le ganglion ciliaire des reptiles serait au contraire plus facilement comparable à celui des amphibiens, qui, bien que beaucoup moins développé, n'a qu'une seule sorte de cellules nerveuses.

### C. Branches nerveuses afférentes et efférentes.

**Branches afférentes.** Nous les avons déjà décrites, en considérant les nerfs où elles prennent naissance. Nous avons décrit un rameau ciliaire long, qui provenant de l'ophtalmique, se dirige vers le ganglion et puis se met en rapport intime avec lui, quoiqu'il ne le pénètre pas. Il est improbable pourtant, que des fibres de ce nerf se terminent dans le ganglion, et partant, il ne doit pas être considéré comme une de ses branches afférentes (Fig. 6 et 8).

Ainsi, l'unique vraie branche afférente serait celle qui naît du moteur oculaire commun. Cette branche se détache, comme nous l'avons décrit, du rameau inférieur du nerf, au point où il croise le muscle pyramidal, en se dirigeant vers le muscle droit inférieur.

La rameau ciliaire du moteur oculaire commun s'introduit dans l'épaisseur du muscle pyramidal et atteint le ganglion par la face interne de son extrémité postérieure (Fig. 5).



Nous avons déjà signalé le rôle que, d'après Haller v. Hallerstein, devrait jouer le nerf ciliaire provenant de l'ophtalmique. Selon cet auteur il serait une vraie branche afférente, dont les fibres se termineraient dans les neurones du ganglion.

Mais après avoir fait remarquer que le ganglion ne se compose pas de deux parties, respectivement en rapport avec l'ophtalmique et le moteur oculaire commun, nous ne trouvons aucune raison de croire que le rameau ciliaire de l'ophtalmique innerve le ganglion.

D'ailleurs nous avons pour penser le contraire les arguments suivants:

1. Il n'y a dans le ganglion qu'une seule sorte de neurones, qui logiquement doivent avoir la même signification anatomique.

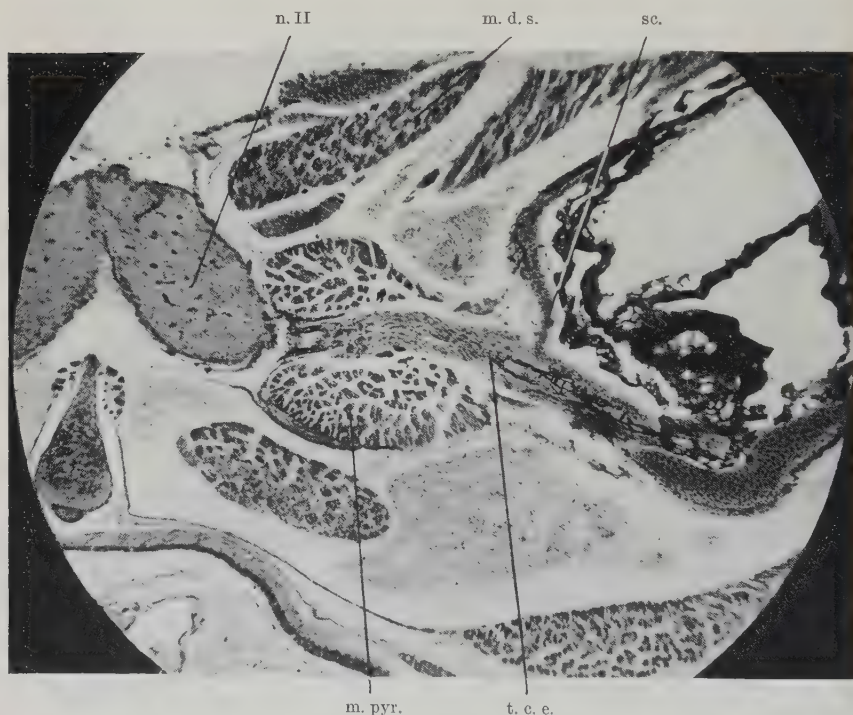


Fig. 10. Coupe frontale de l'orbite au niveau du tronc nerveux ciliaire éfférent. Gross. 74×.

n. II	nerf optique
m. d. s.	muscle droit supérieur
sc.	sclérotique
m. pyr.	muscle pyramidal
t. c. e.	tronc ciliaire éfférent

2. Le calibre du nerf est constant dans tout son trajet, sans que la grosseur diminue en croisant le ganglion.

3. En comparant les figs. 5 et 6, on peut observer la différence entre le comportement du rameau du moteur oculaire commun, vraie branche afférente et le comportement du rameau de l'ophtalmique.

Branches éfférentes. Les branches éfférentes se détachent de l'extrémité antérieure du ganglion par sa face externe. Il s'y ajoute le rameau ciliaire long, procédant de l'ophtalmique, et tous ces rameaux ensemble constituent un seul tronc nerveux éfférent assez volumineux (Fig. 10).

Ce tronc nerveux se porte en dehors, abandonne l'épaisseur du muscle pyramidal et se place entre la sclérotique en avant, et le point d'inflexion du carré en arrière; il s'introduit par un foramen de la sclérotique, derrière l'entrée du nerf optique, et se termine dans l'iris et le muscle ciliaire.

#### IV

#### Considérations générales

Le ganglion ciliaire chez *Chalcides ocellatus* a une disposition que nous pouvons considérer comme intermédiaire entre celles des amphibiens et des oiseaux. De même, son développement est beaucoup plus grand que chez les amphibiens sans qu'il soit pourtant, si développé que chez les oiseaux.

Chez les mammifères, on observe une importante régression de la taille du ganglion et sa structure est également beaucoup plus simple.

Tout cela concorde avec une correspondance possible entre le développement du ganglion ciliaire et celui du muscle ciliaire et de l'iris.

Haller v. Hallerstein a fait une étude comparée de l'anatomie du ganglion ciliaire. Il inclut les reptiles et les oiseaux sous la dénomination générale de sauropsidés. Cependant, comme nous l'avons déjà dit, il y a, entre les ganglions ciliaires de ces deux groupes de vertébrés, des différences telles, qu'il n'est pas possible de les étudier ensemble.

À cause de l'importance et de la complexité que l'organe de la vision acquiert chez les oiseaux, il est facile de comprendre que ces

animaux possèdent un ganglion de caractères différentes de celui des autres vertébrés. Nous préparons une étude du ganglion ciliaire des oiseaux, qui nous permettra ainsi d'établir les caractères structuraux et morphologiques distinctifs de ce groupe.

### Bibliographie

- Carpenter, F. W.: The development of the oculomotor nerve, the ciliary ganglion, and the abducent nerve in the chick. *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll.* **48** (1906) 139—229.
- Cords, E.: Beiträge zur Lehre vom Kopfnervensystem der Vögel. *Anat. Hefte* **26** (1904) 49—100.
- Corning, H. K.: Über die vergleichende Anatomie der Augenmuskulatur. *Morph. Jb.* **29** (1902) 95—140.
- Evans, L. T., and J. Minckler: The ciliary ganglion and associated structures in the gecko, *Gymnodactylus kotschyi*. *J. comp. Neurol.* **69** (1938) 303—314.
- Gaupp, E.: Anatomie des Frosches. Friedr. Vieweg u. Sohn, Braunschweig 1896.
- Haller von Hallerstein, V.: Kranialnerven; in v. Bolk: *Hdb. d. vergleich. Anat. d. Wirbeltiere*, Tome II, pp. 541—684, Urban u. Schwarzenberg, Wien/Berlin 1934.
- Norris, H. W., and S. P. Hugnes: The cranial, occipital, and anterior spinal nerves of the dogfish, *Squalus acanthias*. *J. comp. Neurol.* **31** (1920) 293—404.
- Pankratz, D. S.: The cranial-nerve components in the toadfish (*Opsanus tau*). *J. comp. Neurol.* **50** (1930) 247—285.
- Retzius, G.: Über das Ganglion ciliare. *Anat. Anz.* **9** (1894) 633—637.
- Ganglion ciliare. *Biol. Untersuch. N. F.* **6** (1894) 37—40.
- Schwalbe, G.: Das Ganglion oculomotorii. *Jen. Z. Naturw. h. v. d. Med. Naturw. Ges. zu Jena* **13** (1879) 173—268.
- Starck, D.: Über einige Entwicklungsvorgänge am Kopf der Urodelen. *Morph. Jb.* **79** (1937) 358—435.
- Terzuolo, C.: Ricerche sul ganglio ciliare degli uccelli. *Z. Zellforsch.* **36** (1951) 255—267.
- Tretjakoff, D.: Das periphere Nervensystem des Flußneunauges. *Z. wiss. Zool.* **129** (1927) 359—452.

Dr. Pablo Santamaría-Arnáiz  
 Prof. Adj. d'Anatomie à l'Université de  
 Valladolid (Espagne)  
 z. Zt. Anatomisches Institut Gießen

## Über den Formenwandel des Mustelidenschädels

### Allometrische Untersuchungen an Schädeln von *Mustela vison*, *Mustela lutreola*, *Mustela nivalis* und *Martes martes*

Von

D. Bährens

Mit 39 Abbildungen und 1 Tabelle

(Eingegangen am 10. Dezember 1959)

#### Inhalt

	Seite
I. Einleitung .....	280
II. Material und Methode .....	281
III. Formenwandel des Schädels im innerartlichen Bereich.....	284
1. Der nordamerikanische Nerz ( <i>Mustela vison</i> Schreber, 1777) und seine Unterarten .....	284
2. Die Variabilität der Größe von <i>Mustela vison</i> .....	288
3. Die einzelnen Schädelmerkmale und ihre Größenabhängigkeit bei <i>Mustela vison</i> .....	292
4. Zusammenfassende Erörterungen.....	324
IV. Formenwandel des Schädels im zwischenartlichen Bereich.....	330
1. Die Systematik der Musteliden .....	331
2. Der europäische Nerz ( <i>Mustela lutreola</i> Linnaeus, 1761) und seine besonderen Schädelmerkmale .....	332
3. Die Formenunterschiede zwischen Schädeln vom Mauswiesel ( <i>Mustela nivalis</i> Linnaeus, 1766,) nordamerikanischem Nerz ( <i>Mustela vison</i> Schreber, 1777) und Baummarder ( <i>Martes</i> <i>martes</i> Linnaeus, 1785) .....	334
4. Zusammenfassende Erörterungen.....	346
V. Wandlungen des Schädels in der Domestikation .....	349
1. Der Farmnerz .....	349
2. Zusammenfassende Erörterungen.....	361
VI. Theoretische Schlußbetrachtung .....	363
VII. Schrifttum .....	366



## I. Einleitung

Diese Arbeit hat das Ziel, zur Klärung der Frage beizutragen, inwieweit Unterschiede oder Übereinstimmungen in der innerartlichen und zwischenartlichen Formenbildung bestehen.

Für eine Studie mit dieser Fragestellung erschien die Familie der Musteliden besonders geeignet. In dieser hochentwickelten Raubtiergruppe sind eng verwandte Arten mit gleicher Lebensweise zu finden (*Mustela vison* und *M. lutreola*), und beachtliche Formenunterschiede zeigen sich nicht nur zwischen den verschiedenen Gattungen (z. B. *Martes* und *Mustela*) und zwischen Arten (etwa *Mustela nivalis* und *Mustela vison*), sondern auch innerhalb einer Art. Besondere Formenmannigfaltigkeit zeichnet den nordamerikanischen Nerz (*Mustela vison*) aus. Diese Tatsache und seine weite geographische Verbreitung, die vom Norden Alaskas bis zur Südspitze Floridas reicht und dabei auch isolierte Gebiete wie Vancouver-Insel und Alexander-Archipel umfaßt, haben zur Unterscheidung zahlreicher Unterarten geführt. Bei deren Formung kommt der natürlichen Auslese zweifellos eine hohe Bedeutung zu. Da nordamerikanische Nerze seit 1913 in Farmen gezüchtet werden und sich bereits nach 16 Generationen erste Erscheinungen zeigten, welche an die Domestikationsmerkmale anderer Säugetiere erinnern, besteht die Möglichkeit, auch einen Einblick in den Formenwandel unter Änderung der natürlichen Auslese zu erhalten.

Um nun Formenunterschiede zwischen unterschiedlich großen Schädeln beurteilen und gegeneinander abwägen zu können, ist es notwendig, wie Klatt (1943, 1949) besonders eindringlich betonte, die „Eigenformen“ der Schädel herauszuarbeiten, also zu prüfen, welche Gestalteigenarten als Folgen der Größenunterschiede verstanden werden müssen. Dabei wird sich zeigen, ob sich der innerhalb der einzelnen Gruppen ermittelte Größeneinfluß überall in gleicher Weise auswirkt oder ob gruppentypische Besonderheiten vorliegen.

Diesem Ziel, die Größeneinflüsse auf das Schädelbild und die mit Größenänderungen verbundenen Proportionsverschiebungen am Schädel sicher zu erkennen, dienen Methoden der Allometrie, wie sie von Snell (1891) bei Untersuchungen an Hirnen eingeführt wurden und später insbesondere durch Dubois, Lapicque, Huxley,

Bertalanffy, Rensch, Meunier, Frick und Röhrs allgemeinere Bedeutung erhielten.

Aber auch die Aussagemöglichkeiten der Allometrieforschung sind begrenzt. Mit diesen Problemen hat sich Röhrs (1959) eingehend auseinandergesetzt und auch auf Fehlschlüsse bei zu schematischer Anwendung aufmerksam gemacht. Es erscheint daher jetzt nützlich, an einer großen Zahl von Schädeln von Tieren enger Verwandtschaft, an Maßen, welche für die Proportionen von Raubtier-schädeln weitgehend kennzeichnend sind und die wegen ihrer zum Teil engen Korrelation eine genaue Kontrolle der Ergebnisse zulassen, die Möglichkeiten aufzuzeigen, welche die Allometrieformel auch bei maßvoller Anwendung und vorsichtiger, kritischer Deutung der Ergebnisse für die Beurteilung größenabhängigen und größen-unabhängigen Formenwandels bietet<sup>1</sup>.

## II. Material und Methode

Die Grundlage der vorliegenden Untersuchung bilden 204 *Mustela-vison*-Schädel, die mir durch das freundliche Entgegenkommen des kanadischen Nationalmuseums und des Museums der Universität Kansas, USA, zur Verfügung standen. Herrn Dr. A. W. Cameron, Curator of Mammals in Ottawa, und Herrn Prof. Dr. R. Hall, Direktor des "Museum of Natural History" in Lawrence, möchte ich dafür besonders danken. Sehr zu Dank verpflichtet bin ich auch dem Zoologischen Museum der Humboldt-Universität Berlin, der Zoologischen Staatssammlung München, dem Senckenberg-Museum Frankfurt am Main, dem "British Museum of Natural History", London, dem "American Museum of Natural History" New York, dem Nordwestdeutschen Pelztierzüchterverband mit seinem Geschäftsführer, Herrn Robel, Felde, Herrn Pelztierzuchtmeister Freitag, Büdelsdorf, Herrn Kuhlemann, Neumünster, und Herrn Stockfleth, Büdelsdorf.

Insgesamt standen mir 581 Schädel der Unterfamilie Mustelinae zur Verfügung, von denen nur die einwandfrei ausgewachsenen verwendet wurden. Beschädigte Schädel und solche ohne Geschlechtsangabe, bei denen eine Zuordnung zum männlichen Geschlecht

<sup>1</sup> An dieser Stelle möchte ich meinem sehr verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Herre, für die Anregung zu dieser Arbeit, für sein großes Interesse am Verlauf der Untersuchungen und für mannigfache Beratung herzlich danken.

nicht einwandfrei auf Grund der entsprechenden Größe<sup>1</sup> möglich war, wurden nur in Einzelfällen für Vergleiche herangezogen. Sie fehlen in den meisten graphischen Darstellungen oder sind, wenn von ihnen Maße genommen wurden, besonders gekennzeichnet. Nach dieser Aussortierung verblieben 418 Schädel, die sich auf die einzelnen Gattungen, Arten und Unterarten folgendermaßen verteilen:

	♂♂	♀♀
<i>Mustela vison lacustris</i> .....	51	2
<i>lethifera</i> .....	25	6
<i>evagor</i> .....	9	—
<i>energumenos</i> .....	6	7
<i>vison</i> .....	7	3
<i>mink</i> .....	6	—
<i>lowii</i> .....	2	1
<i>ingens</i> .....	3	—
<i>aestuarina</i> .....	1	1
Farmnerz .....	127	70
<i>Mustela lutreola</i> .....	12	3
<i>Mustela sibirica</i> .....	3	—
<i>Mustela nivalis</i> .....	41	13
<i>Martes martes</i> .....	12	7
	305	113

Das Material der Farmnerze stammt aus verschiedenen Pelztierfarmen Schleswig-Holsteins. Die Kadaver gelangten bald nach der Tötung in meine Hände und wurden sofort verarbeitet. Kranke Tiere wurden aussortiert und Farmnerze mit Fellmutationen besonders gekennzeichnet. Beim Vergleich der Schädel ließen sich jedoch keinerlei Unterschiede zu den normalfarbigen Farmnerzen (Standard) finden.

Durch die starke Aufgliederung des nordamerikanischen Nerzes entfallen auf die meisten Unterarten meines Materials nur wenig Schädel. Ich habe daher aus der Literatur zusätzlich für 95 Schädel

<sup>1</sup> Der größte als Weibchen bestimmte Wildnerzschädel hat eine CB-Länge von 64,5 mm. Der mit Abstand längste Weibchenschädel von 70 Farmnerzen erreicht ebenfalls 64,5 mm. Wegen des starken Geschlechtsdimorphismus ist nicht anzunehmen, daß Weibchenschädel noch wesentlich größer werden. Alle Nerzschädel ohne Geschlechtsbezeichnung mit einer CB-Länge über 67 mm wurden daher den Männchen zugerechnet.

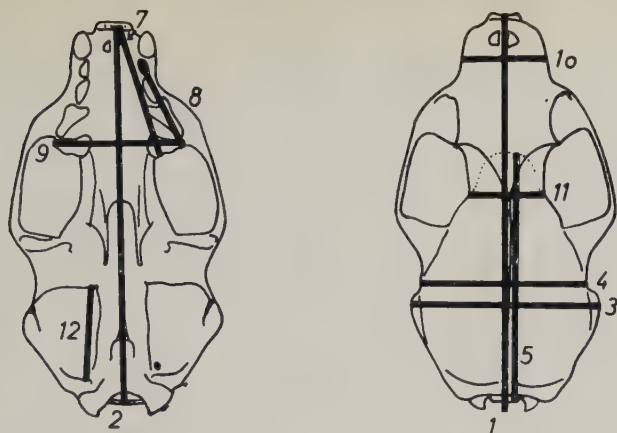


Abb. 1. In dieser Arbeit verwendete Schädelmaße

- 1 = Condylbasallänge
- 2 = Abstand Incisiven—Supraoccipitale (vereinfacht als Schädelhöhe bezeichnet)
- 3 = Mastoidbreite
- 4 = Hirnkapselbreite
- 5 = Hirnkapsellänge
- 6 = Hirnschädelkapazität
- 7 = Länge der Zahnreihe des Oberkiefers
- 8 = Länge der Molar-Praemolar-Reihe des Oberkiefers
- 9 = Größte Breite der Zahnreihe des Oberkiefers (Gebißbreite)
- 10 = Rostralbreite
- 11 = Postorbitaleinschnürung
- 12 = Länge der Bulla tympanica

von *Mustela vison* noch eine Reihe von Maßangaben entnommen (Hollister, 1913; Hall, 1932, 1955; Grinnell, 1916; Anderson, 1945; Bangs, 1897; Bee and Hall, 1956; Hamilton, 1948). An jedem Schädel wurden 18 Maße genommen, von denen sich die in Abb. 1 dargestellten als wichtig erwiesen.

Der Abstand Incisiven-Supraoccipitale wurde gemessen, weil die Differenz zwischen diesem Maß und der Hirnkapsellänge die Größe des Gesichtsschädels angibt. Die Hirnschädelkapazität ermittelte ich durch Auffüllen der Hirnkapsel mit feinstem Schrot. Zur Kontrolle wurde eine zweite Messung durchgeführt. Die Zulässigkeit dieser Methode zur Bestimmung des Hirnvolumens hat ganz allgemein für Säuger Klatt (1912) und Bethcke (1919) speziell für Musteliden mehrfach bewiesen. Alle Längenmaße nahm ich mit der Schublehre jeweils zweimal an verschiedenen Tagen. Zeigten sich Differenzen, erfolgte eine dritte Messung.

Für die vorliegenden Untersuchungen wählte ich nicht in allen Fällen die in allometrischen Arbeiten allgemein gebräuchliche,



doppelt logarithmische graphische Darstellung, sondern nur dann, wenn die Anzahl der zur Verfügung stehenden Einzelwerte die Berechnung einer Allometriergeraden zuließ (s. dazu Bährens, 1959). Zur Beurteilung von Einzelwerten ist die numerische graphische Darstellung geeigneter, da sie Unterschiede in den hohen Werten nicht verkleinert und solche in den niederen nicht vergrößert. Sie kann außerdem zur Bestimmung von Schädeln herangezogen werden, ohne daß die entsprechenden Maße erst in Logarithmen umgewandelt werden müssen. Diese Möglichkeit wurde im ersten Teil dieser Arbeit besonders berücksichtigt, da nur wenigen Systematikern für die Zuordnung von *Mustela-vison*-Schädeln zu den entsprechenden Unterarten das notwendige Vergleichsmaterial zur Verfügung steht und die Eintragung bestimmter Maße der fraglichen Schädel in die hier veröffentlichten graphischen Darstellungen eine richtige Bestimmung erleichtern soll.

### III. Formenwandel des Schädels im innerartlichen Bereich

#### 1. Der nordamerikanische Nerz (*Mustela vison* Schreber, 1777) und seine Unterarten

Bis zur Mitte des vergangenen Jahrhunderts waren Nerze über große Gebiete der Nordhalbkugel verbreitet; in Europa von Finnland bis in den Süden Italiens und in Amerika von Alaska bis nach Florida. An dieser weiten Verbreitung sind insbesondere zwei Arten beteiligt: der nordamerikanische Nerz (*Mustela vison* Schreber, 1777) und der europäische Nerz (*Mustela lutreola* Linnaeus, 1761). In großen Gebieten Asiens, vom Ural über die Waldregion Sibiriens nach Korea und Japan, von der Mandschurei über Tibet, Indien bis nach Java ist eine weitere Mustelidenart heimisch, die zeitweilig zu den Nerzen gerechnet wurde, deren 14 Unterarten sich aber alle mehr oder weniger stark von den europäischen und den nordamerikanischen Nerzen unterscheiden und die den Wieseln etwas näherstehen (Ellermann, Morrison-Scott, 1951) als dem Nerz: *Mustela sibirica* Pallas, 1773.

Während der europäische Nerz in Mitteleuropa als ausgestorben gelten kann, ist der nordamerikanische Nerz trotz seines besonders wertvollen Fells noch in vielen Staaten und Bezirken Nordamerikas anzutreffen. Allein in Kanada werden jährlich noch 90 000 bis 100 000 Wildnerzfelle angeliefert. Es ist daher möglich, auch für wissenschaftliche Forschung noch neues Material heranzuziehen

und dadurch manche Fragen zu klären, die für den europäischen Nerz nicht mehr beantwortet werden können.

Über *Mustela vison* wurden 1756 erste Angaben durch Brisson veröffentlicht. Im Laufe des 19. Jahrhunderts beschrieb man drei weitere Nerzformen, denen die Autoren jeweils den Rang von Arten gaben. Erst Outram Bangs (1897) erkannte, daß die verschiedenen Formen des amerikanischen Nerzes nicht als Arten zu werten sind, sondern nur die Kennzeichnung als Subspezies gerechtfertigt ist. 1913 war die Zahl der bekannten Subspezies auf 10 gestiegen. Eine weitgehend typologisch ausgerichtete Zusammenfassung von Hollister im selben Jahre bildet noch heute die Grundlage für die Systematik dieser Gruppe. Es folgten jedoch weitere Beschreibungen neuer Unterarten; die letzte wurde von Hamilton (1948) vorgenommen. In der „List of North American recent Mammals“ (Miller and Kellogg) werden 1955 folgende 14 Unterarten aufgeführt (sie sind von mir nach dem Datum der Veröffentlichung geordnet):

*Mustela vison vison* Schreber, 1777<sup>1</sup>

*Mustela vison mink* (= *lutreocephalus*) Peale and Palisot de Beauvois, 1796

*Mustela vison vulgivaga* (Bangs) 1895

*Mustela vison energumenos* (Bangs) 1896

*Mustela vison lutensis* (Bangs) 1898

*Mustela vison ingens* (Osgood) 1900

*Mustela vison lacustris* (Preble) 1902

*Mustela vison melameplus* (Elliot) 1903

*Mustela vison nesolestis* (Heller) 1909

*Mustela vison letifera* Hollister, 1913

*Mustela vison aestuarina* Grinnell, 1916

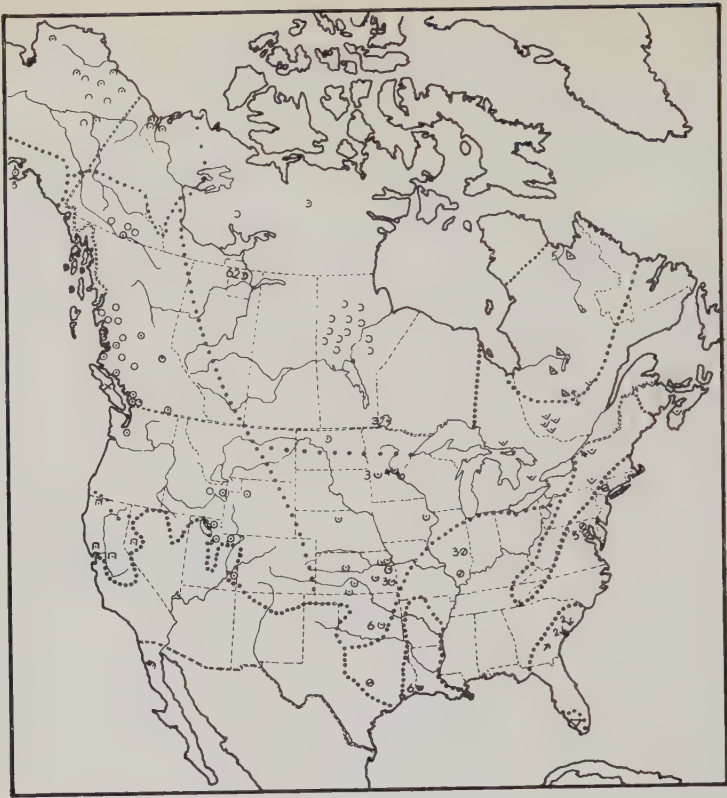
*Mustela vison evagor* Hall, 1932

*Mustela vison lowii* Anderson, 1945

*Mustela vison evergladensis* Hamilton, 1948

Die geographische Verbreitung der Unterarten zeigt Abb. 2. Ich habe dazu neben Miller und Kellogg (1955) die Angaben von Hollister (1913), Grinnell (1916), Hall (1932), Anderson (1945, 1946), Hamilton (1948), Durrant (1952),

<sup>1</sup> 1756 schon von Brisson beschrieben. Diese Veröffentlichung liegt jedoch zwei Jahre vor dem Geltungsbeginn des Übereinkommens über die Priorität wissenschaftlicher Namen.



### NORDAMERIKA

Verbreitung von *Mustela vison*

- |                           |   |
|---------------------------|---|
| ○ <i>M.v. ingens</i>      | ● <i>M.v. lutreoccephala</i> = <i>M.v. mink</i> |
| ◊ <i>M.v. lacustris</i>   | ✕ <i>M.v. lutensis</i>                          |
| ◊ <i>M.v. melampeplus</i> | ■ <i>M.v. vulgivaga</i>                         |
| ○ <i>M.v. energumenas</i> | ▽ <i>M.v. evergladensis</i>                     |
| ◊ <i>M.v. nesolestis</i>  |   |
| ▲ <i>M.v. lowii</i>       | ○, 3 usw. mit genauer Fundortangabe             |
| ✕ <i>M.v. evagor</i>      |   |
| ▽ <i>M.v. vison</i>       |   |
| ◊ <i>M.v. letifera</i>    |   |
| ◊ <i>M.v. aestuarina</i>  |   |

Abb. 2

Hall (1955), Bee and Hall (1956) und Hall and Kelson (1959) verwandt. In große Karten nordamerikanischer Staaten und Distrikte (Rand Mc Nally-Cosmopolitan World Atlas) wurden außerdem die Fundorte aller mir zur Verfügung stehenden Nerzschädel eingetragen. Diese Zahl vermehrte sich noch um eine Anzahl

wichtiger Fundorte, die in der Literatur angegeben werden. Ortsangaben, die nicht genau zu lokalisieren waren, wurden besonders gekennzeichnet. Weil über das Vorkommen des Nerzes in einzelnen Gebieten noch wenig bekannt ist und auch die Bestimmungen nicht immer ganz einwandfrei sind, differieren die Verbreitungsangaben der verschiedenen Autoren. Konnte mein Material keine Klärung bringen, mußte ein Kompromiß gefunden werden. Die angedeuteten Grenzen sind daher selbstverständlich generalisierend. Mit der Verbreitungskarte wird versucht, die bisherigen Kenntnisse zusammenzufassen und einen anschaulichen Überblick zu geben.

Es erhebt sich nun die Frage, welche Merkmalsunterschiede zu diesen Abgrenzungen geführt haben. Bei allen Autoren erfolgt die Unterscheidung der Unterarten auf Grund unterschiedlicher Größe, Abweichungen in Merkmalen des Schädels und verschiedener Farbschattierungen des Fells, oft ohne objektive Maßstäbe zu verwenden. Viele Beschreibungen sind so wenig eindeutig, daß mit ihrer Hilfe eine klare Zuordnung zu der einen oder anderen Unterart oft nicht möglich ist, eine Forderung, die nach Mayr, Linsley, Usinger (1953) an die Kennzeichnung einer Unterart gestellt werden muß: „The difference must be sufficiently great, so that it is possible, to identify the great majority of specimens without knowledge of their provenience. For that purpose, many taxonomist adhere to the 75 percent rule.“ Die 75%-Regel besagt, daß mindestens 75 % der Individuen einer Unterart von 97 % der zur Verfügung stehenden Individuen einer anderen Unterart zu unterscheiden sein müssen.

Selbst, nachdem ich durch intensives Studium der verschiedenen Gruppen mit den besonderen Merkmalen vertraut geworden war, gelang es mir häufig nicht, einen Schädel einer Unterart sicher zuzuordnen. Daß diese Schwierigkeiten nicht nur auf meiner Seite lagen, erkannte ich beim Eintragen der Fundorte meines Materials. Dabei stellte sich eine beträchtliche Anzahl von Fehlbestimmungen anderer Bearbeiter heraus (32 %). Schon dieses Beispiel beleuchtet die Notwendigkeit objektiverer Kriterien, wenn die Systematik brauchbare Grundlagen für moderne phylogenetische Erwägungen liefern soll.

Um solche zu erhalten, sind jedoch eingehende Studien der Variabilität notwendig, eine Grundforderung, die lange Zeit nicht genügend beachtet wurde. Statt dessen zeigt sich auch bei Nerzen



eine Überbewertung der Merkmale einiger als „Typen“ bezeichneten Stücke. Geringe Abweichungen, die zufällig bei Tieren eines benachbarten Areals gefunden wurden, sind nicht selten wiederum als typisch erachtet und zur Charakterisierung einer neuen Unterart herangezogen worden. Dadurch wurde auch die Systematik der Nerze und die Klarlegung der realen Zusammenhänge erschwert. Dem Studium der Variabilität innerhalb von Mustelidenarten widmeten sich erst in neuerer Zeit einige Arbeiten (Reichstein, 1957; Hagmeier, 1958).

Die Untersuchung der Variabilität von Einzelmerkmalen und das Erkennen von Merkmalsunterschieden von Populationen berechtigt jedoch nicht zu weitergehenden Schlußfolgerungen. Es ist zunächst zu prüfen, inwieweit die Einzelmerkmale voneinander abhängig sind. So kann z. B. durch unterschiedliche Größe eine Fülle von Einzelmerkmalen verändert sein. Die Aufzählung der Einzelunterschiede besagt wenig, wenn diese nicht stets in Beziehung zur Größe beurteilt werden. Dieses ist bislang nur in seltenen Fällen geschehen, beim Nerz überhaupt noch nicht. Daher sei diesem Problem besondere Aufmerksamkeit zugewandt.

## 2. Die Variabilität der Größe von *Mustela vison*

Die Größe eines Säugetieres kann auf verschiedene Weise angegeben werden. Das Brutto-Körpergewicht bildet dabei den schlechtesten Vergleichswert, da es sehr abhängig von dem jeweiligen Ernährungszustand ist. Dieser Fehler wird beim Restkörpergewicht (Kern ohne Eingeweide und Fett) weitgehend vermieden. Auch das von Klatt in vielen seiner Untersuchungen verwandte Skelettgewicht und die Länge der Wirbelsäule haben sich als zuverlässige Maßstäbe für die Körpergröße erwiesen. Diese Maße stehen jedoch für meine Untersuchungen am Nerz nicht zur Verfügung, da ich nur Schädelmaterial heranziehen konnte. Auch von der Schädellänge kann mit gewisser Vorsicht auf die Körpergröße geschlossen werden. Der Schädel wird im allgemeinen mit steigender Körpergröße relativ kleiner, er zeigt also gegenüber der Größe des Gesamtskeletts ein negativ allometrisches Verhalten (Klatt, 1923, 1949). Geringe Differenzen in der Schädelgröße lassen demnach auf relativ stärkere Unterschiede in der Körperlänge schließen.

Zur Kennzeichnung der Schädelgröße dient im allgemeinen die Condylbasallänge. Eine Gegenüberstellung der extremsten Con-

dylobasallängen amerikanischer Wildnerzschädel überrascht durch das Ausmaß des Unterschiedes. Der Schädel eines adulten männlichen Nerzes (Nr. 21377 US Nat.-Mus.) hat nach Angabe von Hollister (1913) eine CB-Länge von 77 mm. In der Veröffentlichung von Hamilton (1948) findet man die Beschreibung des kleinsten ausgewachsenen Nerz-♂ aus den Sumpfgebieten Floridas. Er besitzt eine CB-Länge des Schädels von nur 48 mm (Nr. 3850 Cornell Un.-Mus.) und erreicht damit nur 62,3 % der Größe des Schädels aus Alaska. Demgegenüber zeigen europäische Mauswiesel nach Untersuchungen von Reichstein (1957) in einem Verbreitungsraum von Polen bis zur Pyrenäenhalbinsel weitaus geringere Größenvariationen. Von 299 adulten männlichen *nivalis*-Schädeln besitzt der kleinste noch 72,1 % der CB-Länge des größten.

Über die Größenvariation der Schädel von Nerz-♀♀ sind mir leider keine genauen Angaben möglich, da nur eine geringe Anzahl von Schädeln meines Materials eindeutig als ♀♀ gekennzeichnet sind und in der mir bekannten Literatur mit Ausnahme von Anderson (1945) Werte über Nerz-♀♀ fehlen. Ich muß daher bei allen Untersuchungen die ♂♂ in den Mittelpunkt stellen. Hier seien nur die vorhandenen Maximal- und Minimalgrößen der ♀♀-Schädel angeführt, um einen Eindruck von dem auch bei anderen Musteliden (z. B. *Mustela nivalis*) zu beobachtenden Geschlechtsdimorphismus zu geben. Den größten Condylobasalwert besitzt ein ♀-Schädel aus dem südlichen Teil des Yukon-Territoriums mit 64,5 mm, den kleinsten ein Schädel aus Labrador mit 52 mm (Anderson, 1945). Beim Vergleich der Schädel sind die ♀♀ im Durchschnitt 11 % kleiner als die ♂♂. Gewichtsmäßig liegt der Unterschied zwischen 25 und 30 %.

Es erhebt sich nun die Frage, ob Beziehungen zwischen der Körpergröße von *Mustela vison* und geographischen Faktoren bestehen. Die weite Verbreitung von Alaska bis Florida läßt vermuten, daß auch beim Nerz Erscheinungen zu beobachten sind, wie sie durch die Bergmannsche Regel zum Ausdruck gebracht werden. Für Mauswiesel und Hermelin sind solche Tatsachen in Nordamerika erwiesen, während diese Musteliden in Europa ein entgegengesetztes Verhalten zeigen. Sie werden von Norden nach Süden größer (Reichstein, 1957). Auch beim nordamerikanischen Nerz sind die südlichen Unterarten kleiner als die nördlichen. Die Mittelwerte der Schädellängen von *Mustela vison ingens* (in), *lacustris* (la), *nesolestis* (ne), *evagor* (ev), *letifera* (le), *mink* (mi),

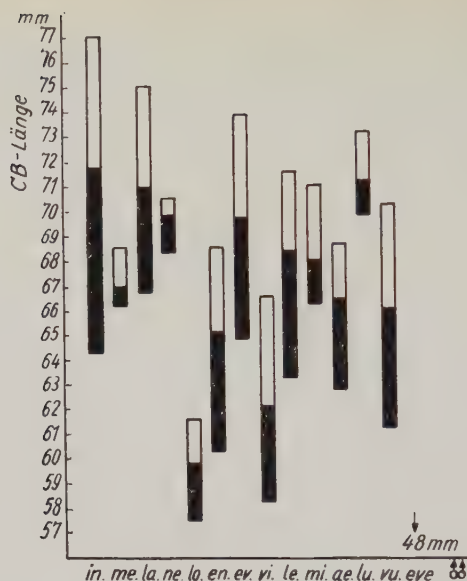


Abb. 3. Maximal-, Minimal- und Durchschnittswerte von Condylolabasallängen der Unterarten von *Mustela vison*, geordnet nach den Verbreitungsgebieten von Nord (links) nach Süd (rechts)

*aestuarina* (ae), *vulgivaga* (vu) und *evergladensis* (eve) veranschaulichen ebenso wie die Maximalwerte die Größenabnahme von Nord nach Süd<sup>1</sup> (Abb. 3). Eine weitgehende Nord-Süd-Aufteilung eines sehr umfangreichen Materials würde die Stufen noch verringern, so daß ein gleitender Übergang der Größen angenommen werden kann. Innerhalb des Verbreitungsgebietes dieser neun Unterarten liegt also hinsichtlich der Schädellänge eine geographische Merkmalsgradation (cline) vor, die eine Aufteilung in Unterarten auf Grund von Größenunterschieden nach modernen Auffassungen (Huxley, 1939; Wilson and Brown, 1953, 1954; Burt, 1954; Gillham, 1954; Mayr, 1954; Hagmeier, 1958) nicht sinnvoll erscheinen läßt. „... it is advisable not to obscure the presence of clines by the recognition of too many only slightly differentiated subspecies in a single cline.“ (Mayr, Linsley, Usinger, 1953.)

Aus der oben aufgezeigten gleitenden Größenreihe fallen die Werte von 5 Unterarten deutlich heraus: *M. v. melampeplus* (me),

<sup>1</sup> Die Reihenfolge gibt nur annähernd die Nord-Süd-Verteilung wieder, da einige Unterarten (z. B. *energumenos* und *lacustris*) wegen ihrer ausgedehnten Nord-Süd-Verbreitung schwer einzugliedern sind.

*lowii* (lo), *energumenos* (en), *vison* (vi) und *lutensis* (lu). Da mir von *melampeplus* und *lutensis* keine Schädel zur Verfügung standen, war ich auf die Werte von Hollister (1913) angewiesen. Die Unterart *M. v. melampeplus* von der Kenaihalbinsel in Alaska ist danach relativ klein. Schmidt (1953) beschreibt diese Form dagegen als sehr groß: „Mitunter wird diesem Tier der Vorrang der größten Größe zugesprochen, doch gehen da die Ansichten anscheinend etwas auseinander, setzt man an seine Stelle den schon erwähnten Yukonnerz (*M. v. ingens*). Es ist ja eine charakteristische Eigenschaft aller Alaskanerze, daß sie sehr groß sind.“ Die enge Nachbarschaft zu den größten Nerzen (*M. v. ingens*) läßt die Angaben von Schmidt zutreffender erscheinen. Eine Nachprüfung war mir leider nicht möglich.

*M. v. lutensis* aus der Küstenregion von South Carolina bis Florida wird von Hollister als mittelgroß bezeichnet. Die veröffentlichten Daten von 5 adulten ♂♂ Schädeln ergeben aber das Bild einer großen Form. Wenn auch zufällig besonders große Exemplare vorliegen, dürfte dennoch *lutensis* die benachbarten an Größe deutlich übertreffen. Für groß wurde auch *M. v. energumenos* allgemein gehalten. Hollister überprüfte diese Angaben und fand, daß die Schädeln dieser ♂♂ unter denen der meisten anderen Unterarten liegen. Auch mein Material bestätigt sowohl für die ♂♂ als auch für die ♀♀ seinen Befund. Ein Vergleich der CB-Längen von Schädeln von der Nordgrenze des Verbreitungsgebietes aus dem Südtel des Yukon-Territoriums mit denen aus den Staaten Idaho und Wyoming ergibt keine Anhaltspunkte für eine Größenabnahme nach Süden. Auffallend klein sind die Unterarten *M. v. vison* und *lowii*. Ihre Verbreitungsräume grenzen an die Hudson-Bay, den „Eiskeller“ Nordamerikas. Die Durchschnittslänge von 14 Schädeln adulter ♂♂ von *M. v. vison* beträgt nur 62 mm. Die Unterart *M. v. lowii*, die noch weiter nördlich von *M. v. vison* in Labrador vorkommt, ist noch kleiner (knapp 60 mm CB-Länge im Durchschnitt von 9 Rüden). Beide weichen damit von den Größen ihrer benachbarten Unterarten *M. v. lacustris* (Durchschnitt rd. 71 mm) und *M. v. mink* (Durchschnitt rd. 68 mm) beträchtlich ab. Während bei *energumenos* eine geographische Isolation im Westen durch die Küste, im Osten durch die Gebirgsketten des Felsengebirges offensichtlich erscheint, fehlen bei *M. v. vison* und *lowii* solche leicht erkennbaren, isolierenden Faktoren. Bemerkenswert ist weiterhin, daß diese beiden Unterarten in der Bewertung ihres Felles seit jeher



eine Sonderstellung einnehmen. Dieser sogenannte „eastern“ oder „northeastern mink“ zeichnet sich gegenüber allen anderen durch ein fast blauschwarzes, sehr seidiges, feines und dichtes Haarkleid aus. Inwieweit diese Sonderstellung auch in Formbesonderheiten des Schädels zum Ausdruck kommt, wird sich im folgenden Kapitel zeigen.

Die Schädelgröße erweist sich also von taxonomischem Wert bei der Unterscheidung der Formen *M. v. melampeplus*, *lowii*, *energumenos*, *vison* und *lutensis*. Die in der erstgenannten Gruppe beschriebenen Unterarten sind nur dann berechtigt, wenn sie sich in anderen Merkmalen als der Größe gegeneinander abgrenzen lassen. Aus diesem Grunde sind die Schädelmerkmale auf ihre Größenabhängigkeit zu untersuchen.

### 3. Die einzelnen Schädelmerkmale und ihre Größenabhängigkeit bei *Mustela vison*

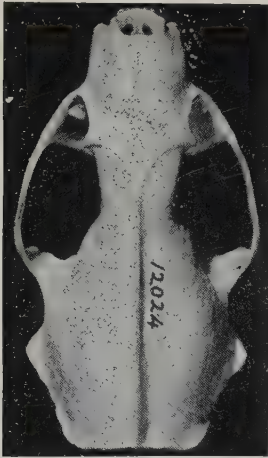
Eine erste eingehende Analyse des Größeneinflusses auf das Schädelbild führte Klatt (1913) bei Hunden durch. Er untersuchte nicht nur die Einzelmerkmale, sondern betrachtete den Schädel als eine Einheit, welche durch das Zusammenspiel der einzelnen Kopforgane geprägt wird. Diese physiologisch-anatomische Betrachtungsweise ist nicht an allometrische Methoden gebunden. Zur Objektivierung der Erkenntnisse aus solcher vergleichenden Betrachtung sind diese Methoden aber von großem Nutzen.

Für die Musteliden erkannte schon Hensel (1881), daß sich die absolute Größe bei der Gestaltung des Schädels auswirkt. Außerdem spielt in dieser Familie der Einfluß des Geschlechtes eine große Rolle. Die Formunterschiede zwischen den Geschlechtern lassen sich jedoch beim Nerz zum großen Teil auf die beträchtlichen Größenunterschiede zurückführen. Aber auch unabhängig davon gibt es Schädelunterschiede zwischen den Geschlechtern. Welcher Art diese sind, wird sich in Kapitel V zeigen.

Als einen weiteren, den Schädel allgemein prägenden Faktor hat Klatt (1921) den Begriff der Wuchsform herausgearbeitet, womit er vor allem die starken Unterschiede zwischen langen und schlanken Formen einerseits und kurzen, breiten Individuen andererseits bei Haustieren charakterisierte. Meunier (1959) hat die Gedankengänge von Klatt eingehend überprüft und darauf hingewiesen, daß die Abgrenzung solcher Wuchsformen innerhalb von Wildtieren auf

Schwierigkeiten stößt, da meistens gleitende Übergänge bestehen. Vor allem machte er eindeutig, daß „Wuchsform“ ein innerartlicher Begriff ist, der eine Bezogenheit auf einen arteigenen Grundbauplan hat. Diesen Gesichtspunkten ist bei systematischen Untersuchungen an Wildarten oder Populationen Rechnung zu tragen.

Der Schädel läßt sich in Hirn- und Gesichtsschädel aufgliedern. Beide Abschnitte können sich relativ unabhängig voneinander ent-

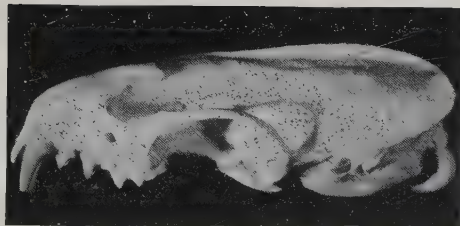


Schädel Nr. 5



Schädel Nr. 6

Schädel Nr. 5



Schädel Nr. 6

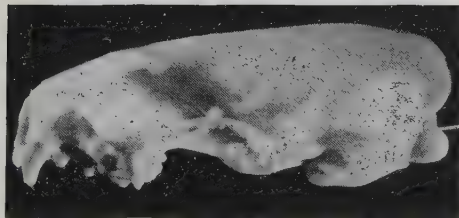


Abb. 4. *Mustela vison*-Schädel (♂♂) aus dem Wood Buffalo Park in Kanada  
(gleiche Verkleinerung)

wickeln (Klatt, 1913, 1941—1950; v. d. Klaauw, 1948—1952; Hofer, 1953; Starck, 1953). Daher wird an den Musteliden-schädeln zunächst der Hirn- und danach der Gesichtsschädel betrachtet. Es erfolgt sodann eine weitergehende Aufgliederung nicht nur, weil in der Systematik im allgemeinen Einzelmerkmale als charakterisierend bewertet werden, sondern weil entwicklungs-physiologische und genetische Beobachtungen deutlich machten, „daß neben Einflüssen der Kopforgane (Kauapparat, Hirn, Auge) auch regional begrenzte und lokalisiert ablaufende Wachstumsprozesse am Schädel für die Formenbildung und den Gestaltwandel von größter Bedeutung sind“ (Starck, 1953).

#### a) Hirnschädelkapazität

Die Formenmannigfaltigkeit des nordamerikanischen Nerzes ist auch innerhalb der gleichen Unterart groß. In Abb. 4 sind zwei annähernd gleich große Schädel adulter ♂♂ von *Mustela vison lacustris* aus dem Wood Buffalo Park gegenübergestellt. Dieser kanadische Nationalpark, in der nordöstlichen Ecke von Alberta gelegen, hat maximale Ausdehnungen in Nord-Süd von etwa 300 km, in West-Ost von etwa 250 km und klimatisch keine wesentlichen Unterschiede aufzuweisen. Da die Fundorte der benachbarten *Mustela-vison-energumenos*-Gruppe außerdem erst im Gebiet der Rocky Mountains liegen, kann angenommen werden, daß die Nerze dieses Nationalparks genetisch gesehen relativ einheitlich sind. Dennoch zeigen sich erhebliche Abwandlungen im Schädelbild, speziell im Hirnschädel sowie im Scheitel- und Genickkamm.

Zu einer allgemeinen Kennzeichnung des Hirnschädels bietet sich zunächst die Hirnschädelkapazität an. Bei den beiden abgebildeten Schädeln differieren die Hirnschädelkapazitäten um  $1800 \text{ mm}^3$  (Nr. 5 =  $11\,250 \text{ mm}^3$ , Nr. 6 =  $13\,050 \text{ mm}^3$ ). Noch stärker ist dieser Unterschied zwischen einem ausgewachsenen ♂ *M.-v.-letifera*-Schädel von 69 mm CB-Länge und einem gleich großen eines adulten *M.-v.-evagor*-♂. Er beträgt  $2700 \text{ mm}^3$  ( $12\,800:10\,100 \text{ mm}^3$ ). Extreme Werte liegen bei einem *vison*-♂ von 60,5 mm CB-Länge und  $10\,450 \text{ mm}^3$  Hirnschädelkapazität und einem gleich großen ausgewachsenen *letifera*-♀ mit  $7\,500 \text{ mm}^3$  Hirnschädelkapazität vor. Hier ergibt sich eine Differenz von  $2\,950 \text{ mm}^3$  (= 39,3 % des kleineren Wertes). Außer derartigen Unterschieden zwischen gleich großen Schädeln bestehen naturgemäß noch bedeutendere zwischen

Individuen verschiedener Größe. Das höchste Hirnvolumen meines Materials wird von dem schon genannten Schädel eines *lacustris*-♂ mit 13050 mm<sup>3</sup> bei 73 mm CB-Länge erreicht, die kleinste Hirnkapsel mit 6850 mm<sup>3</sup> besitzt ein ausgewachsener *lowii*-Schädel von 58 mm CB-Länge, für den die Geschlechtsangabe fehlt. Das *lacustris*-♂ hat annähernd ein doppelt so großes Gehirn wie das Tier der benachbarten Unterart. Diese hohe Variabilität der Hirnschädelkapazität bei *Mustela vison* wirft die Frage auf, in welchem Maße die Hirngröße von der Gesamtgröße abhängig ist.

Dieses Problem veranlaßte Ende des vergangenen Jahrhunderts schon den Psychiater Snell zur Entwicklung einer einfachen Formel, mit deren Hilfe sich die Beziehung Hirngröße zu Körpergröße mathematisch darstellen läßt. Diese Snellsche Formel, die seitdem von zahlreichen Autoren (s. Einleitung und Röhrs, 1959) auch auf andere Organ-Körperbeziehungen angewandt wurde und heute allgemein als Allometrieformel  $y = b \cdot x^a$  bezeichnet wird, ergibt nach Logarithmieren ( $\log y = \log b + a \cdot \log x$ ) bei graphischer Darstellung eine Gerade, die Allometrie Gerade.  $y$  ist in dieser Formel die Größe z. B. eines Organs,  $x$  ist die Bezugsgröße,  $b$  die Integrationskonstante, in der die körpergrößenunabhängigen Faktoren zusammengefaßt sind, und  $a$  die Allometrie konstante. Dieses  $a$  ist der Tangens des Winkels, den die Gerade mit der Abszisse bildet; es gibt also den Steigungswinkel und damit das Ausmaß der größenabhängigen Veränderungen an. Ist  $a = 1$ , liegt Isometrie, bei  $a > 1$  positive, bei  $a < 1$  negative Allometrie vor. Die Berechnung der Allometrie konstante (in der Mathematik auch als Regressionskoeffizient bezeichnet) erfolgt in neueren allometrischen Arbeiten allgemein nach der Methode der kleinsten Quadrate.

$$a = \frac{(x_i - Mx)(y_i - My)}{(x_i - Mx^2)}$$

Die Bindung der Einzelwerte an die Allometrie Gerade kann durch die Berechnung des sogenannten Korrelationskoeffizienten ( $r$ ) festgestellt werden (Literatur s. Röhrs, 1959). Dieser Korrelationskoeffizient muß bei einer bestimmten Anzahl von Einzelwerten ( $N - 2$  Freiheitsgrade) eine entsprechende Höhe haben (Zufallshöchstwert,  $zw$ ), wenn bei einer Sicherheitswahrscheinlichkeit von 0,27 % die Korrelation zwischen dem Merkmal und der Bezugsgröße als statistisch gesichert gelten soll.

Die Anwendung der Allometrieformel auf die Beziehung  $\sqrt[3]{\text{Hirnschädelkapazität}}$  zu Schädellänge bei ♂♂ des nordamerikanischen Nerzes ( $n = 92$ ) ergibt eine stark negative Allometrie des Gehirns von  $a = 0,4438^1$ . Es bestätigt sich also auch für Nerze, daß die großen Individuen einer Art im Verhältnis zur Gesamtgröße ein kleineres Gehirn besitzen als die kleinen Individuen. Über das allo-

<sup>1</sup>  $r = 0,687$ ;  $zw = 0,31$ .



metrische Verhalten der Hirnschädelkapazität und anderer Maße bei Wildnierz-♀♀ kann leider nichts ausgesagt werden, da in meinem Material nur 17 Schädel als ♀♀ gekennzeichnet waren, eine für allometrische Berechnungen zu kleine Zahl. Ein Vergleich der

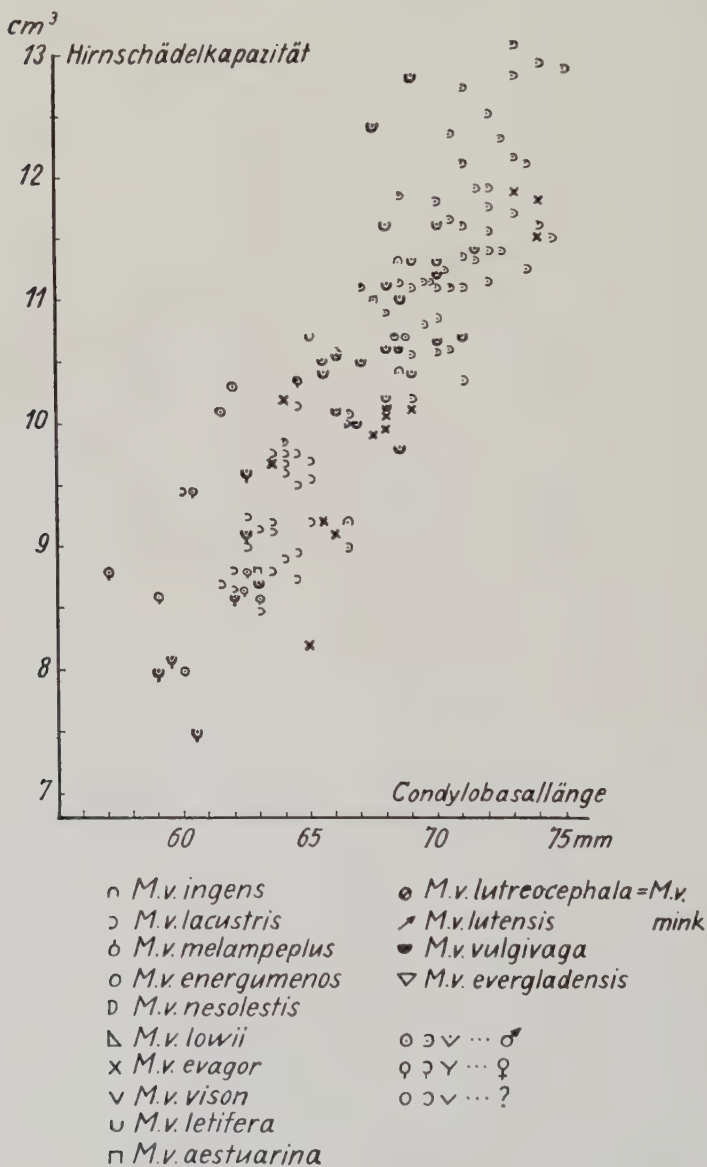


Abb. 5

Allometriekonstanten von ♂♂ und ♀♀ kann daher nur bei den Farmernerzen erfolgen.

Inwieweit gleichen sich nun die Beziehungen  $\sqrt[3]{\text{Hirnschädelkapazität}}$  zu Schädellänge bei den verschiedenen Unterarten? Für eine solche Analyse müssen die Einzelwerte herangezogen und graphisch dargestellt werden, da für eine Berechnung der Allometriekonstanten für jede Unterart das Material zu gering ist und keine signifikanten Werte erwartet werden können (Bährens, 1959). Aus der Darstellung der Einzelwerte für die Beziehung Hirnschädelkapazität zur Condylolbasallänge (Abb. 5) wird ersichtlich: Bei der großen Unterart *M. v. lacustris* treten eine Reihe Individuen mit recht hohen Hirnschädelkapazitäten auf. Die südlicher lebenden, etwas kleineren *M. v. letifera* zeigen aber eine ähnlich große Variation der Hirnschädelkapazität. Die Mehrzahl der Werte für *M. v. evagor* liegt an der unteren Grenze der für die jeweilige Größe zu erkennenden Variationsbreite. Bei diesen Wildnerzen von der Vancouver-Insel wird demnach eine Tendenz zu kleineren Gehirnen deutlich. Die Werte der Hirnschädelkapazitäten der benachbarten Festlandsform *M. v. energumenos* liegen dagegen sichtbar höher als die von *evagor*. Ein auffällig großes Hirnvolumen ist bei zwei Unterarten aus dem Osten Nordamerikas zu beobachten (Abb. 6). Mehrere Werte von *M. v. vison* und *mink* fallen so heraus, daß dieses Merkmal zur Unterscheidung von anderen, insbesondere benachbarten Formen herangezogen werden kann. Auffällig ist, daß die Hirnkapselgröße von Schädeln der mit *vison* in so enger Nachbarschaft lebenden Subspezies *M. v. lowii* im allgemeinen deutlich geringer ist. Das bestätigt die Angaben von Anderson (1945), nach denen die Hirnkapsel von *lowii*-Schädeln niedriger, abgeflachter und verhältnismäßig enger als bei *vison*-Schädeln sein soll. Werden Schädel aus dem Laurentides-Park (L) und der Grafschaft Pontiac (v), Gebiete, die schon zum angegebenen Verbreitungsraum von *M. v. vison* gehören, besonders gekennzeichnet, ergibt sich nach den Werten der Hirnschädelkapazität und der Bullae (s. Abschnitt k) deutlich das Bild einer Vermischungszone zwischen *vison* und *lowii*.

Zusammenfassend läßt sich folgendes aussagen: Unterschiede in den Hirnschädelkapazitäten der Formen *M. v. ingens*, *lacustris*, *letifera* und *aestuarina* sind nach dem vorliegenden Material rein größenabhängig. Ein davon abweichendes Verhalten durch relativ

hohe Werte zeigen *M. v. vison*, *mink* und *energumenos*, durch relativ niedrigere Werte *evagor*. Von den sich der Größenregel nicht einfügenden Unterarten zeichnen sich also *vison* und *energumenos* durch relativ hohe Hirnschädelkapazitäten aus, während *lowii* im Ver-

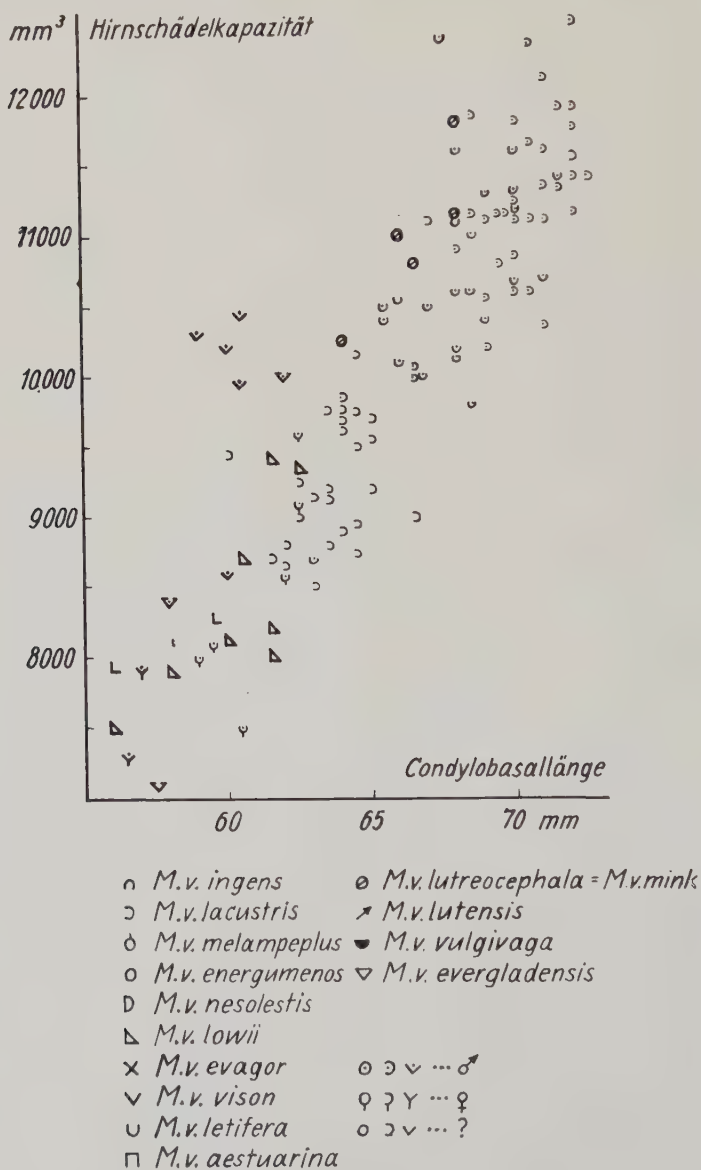


Abb. 6

hältnis zu seiner Größe kein besonders hohes Hirnvolumen besitzt. Von den der Größenregel entsprechenden Unterarten fällt *evagor* durch relativ geringe und *mink* durch relativ hohe Hirnschädelkapazitäten auf. Der Vergleich der Hirnschädelkapazitäten von *evagor*, *energumenos*, *vison* und *lowii* macht deutlich, daß kennzeichnende Hirngrößen auf ein bestimmtes geographisches Gebiet begrenzt sein können. Eine klinhafte Änderung der Hirngröße konnte auch für die übrigen untersuchten Formen von *M. vison* nicht nachgewiesen werden.

Nach diesen Feststellungen erscheinen weitere Analysen des Hirnschädels von Interesse.

#### b) Hirnkapsellänge

Mit der Hirnschädelkapazität in engem Zusammenhang steht die Hirnkapsellänge. Es ist jedoch notwendig, dieses Maß gesondert zu behandeln, da es zeigt, in welchem Ausmaß Änderungen der Hirnschädelkapazität sich auch auf die Hirnlänge auswirken und wie sich die beiden Abschnitte Hirn- und Gesichtsschädel zueinander verhalten.

Die größte Hirnkapsellänge beträgt 46,5 mm und wird von vier *lacustris*-Schädeln erreicht, deren CB-Längen zwischen 74,5 mm und 71 mm und deren Hirnschädelkapazitäten zwischen 12 900 mm<sup>3</sup> und 11 500 mm<sup>3</sup> liegen. Der Schädel mit der kleinsten Hirnkapsellänge von 37 mm hat eine CB-Länge von 57,5 mm, eine Hirnschädelkapazität von 7100 mm<sup>3</sup>, stammt von einem ♀ und gehört ebenfalls der *lacustris*-Gruppe an.

Die Berechnung der Allometriekonstante auf Grund der Werte von 92 ♂♂ ergibt  $a = 0,7667^1$ . Von kleinen zu großen Individuen bleibt die Hirnkapsellänge demnach im Verhältnis zur Länge des Schädels zurück, sie ist negativ allometrisch. Der Gesichtsteil muß dann entsprechend positive Allometrie zeigen (Klatt, 1949). Sein Anteil am Schädel steigert sich mit zunehmender Größe.

Die in Abb. 7 eingetragenen Einzelwerte lassen erkennen, daß *evagor* entsprechend der allgemein geringen Hirnschädelkapazität in der Mehrzahl auch eine kürzere Hirnkapsel besitzt, verglichen mit gleich großen Schädeln anderer Unterarten. Die Werte von *M. v. vison* und *mink* liegen an der oberen Grenze der jeweiligen Variationsbreite (Abb. 8), was auf Grund der hohen Hirnschädel-

<sup>1</sup>  $r = 0,848$ ;  $zw = 0,31$ .



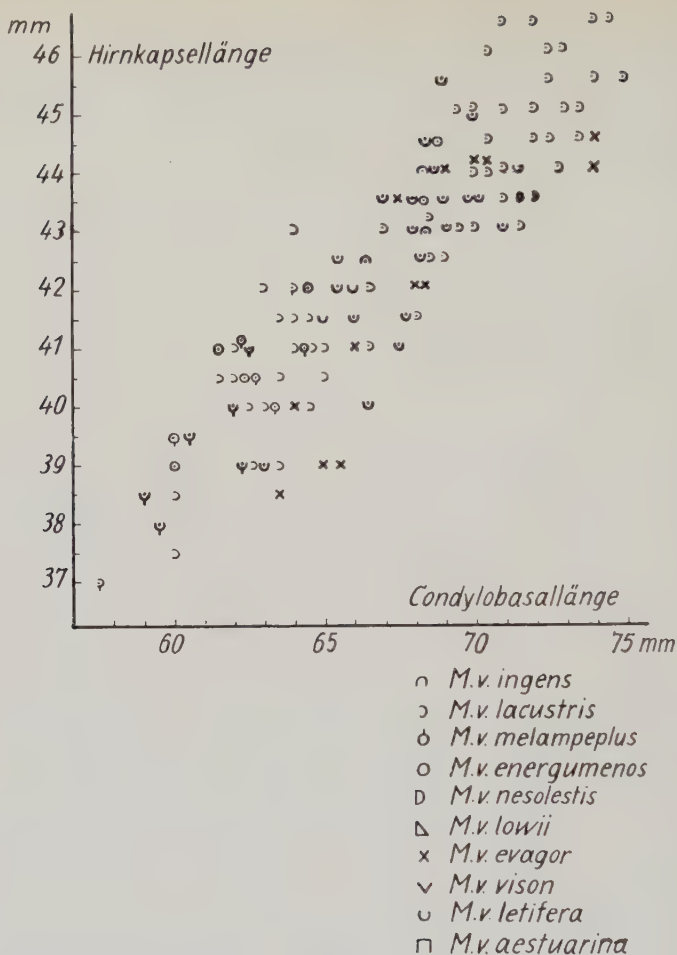
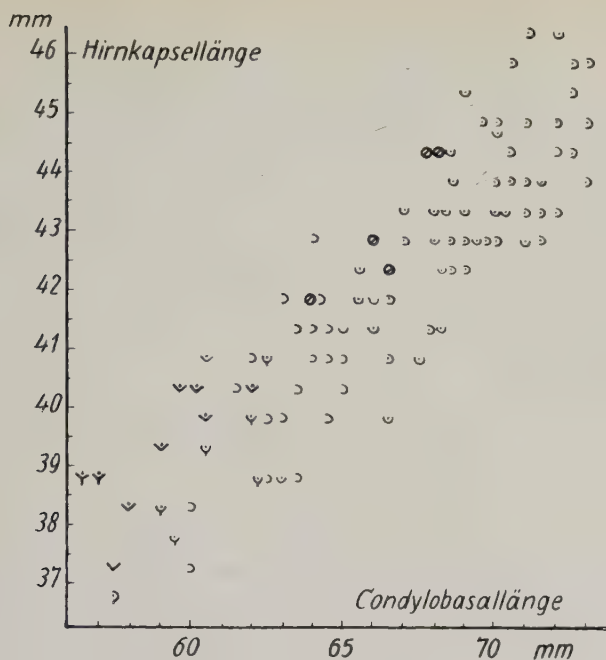


Abb. 7

kapazitäten zu erwarten war. Es zeigt sich jedoch, daß nicht alle durch abweichende Hirnschädelkapazität auffallenden Individuen sich auch durch eine entsprechend lange Hirnkapsel auszeichnen. Dieses steht damit im Zusammenhang, daß die Größe der Hirnschädelkapazität auch noch von anderen Maßen geprägt wird. Ein relativ leicht zu ermittelndes Maß ist die Hirnkapselbreite.

### c) Hirnkapselbreite

Die Maximal- und Minimalwerte für die Hirnkapselbreite sind 33 mm bei einem *lacustris*-♂ von 73 mm CB-Länge und 25,5 mm



○ *M.v. lutreocephala* = *M.v. mink*

△ *M.v. lutensis*

▽ *M.v. vulgivaga*

▽ *M.v. evergladensis*

○△▽...♂

♀△▽...♀

○△▽...?

Abb. 8

bei einem *lowii*-♀ von 57,5 mm CB-Länge. Die mit den Werten von 92 ♂♂ errechnete Allometriekonstante für die Beziehung Hirnkapselbreite zu Schädelhöhe beträgt  $a = 0,6481^1$ . Dieses besagt, daß die Hirnkapselbreite des Nerzschädels von kleinen zu großen Individuen grundsätzlich in bedeutend geringerem Verhältnis zunimmt als die Schädelhöhe. Größere Schädel wirken also schlanker als kleine. Zwischen den einzelnen Unterarten wurden in der Hirnkapselbreite wesentliche Unterschiede nicht festgestellt. Da in der Literatur über den Nerz die Breite des Hirnschädels nur durch die

<sup>1</sup>  $r = 0,734$ ;  $zw = 0,31$ .

Mastoidbreite angegeben wird, erfolgt ein ins einzelne gehender Vergleich dieses Maßes noch gesondert (Abschnitt d).

Aus den bisher errechneten Allometriekonstanten für die Hirnschädelskapazität ( $a = 0,4438$ ), die Hirnkapsellänge ( $a = 0,7667$ ) und die Hirnkapselbreite ( $a = 0,6481$ ) kann allgemein auf folgende Proportionsverschiebungen am Hirnschädel von *Mustela-vison*-♂♂ geschlossen werden: Bei Zunahme der Gesamtgröße bleibt die Größe des Hirns relativ bedeutend zurück. Die Breite der Hirnkapsel nimmt in geringerem Verhältnis zu als die Länge. Es erfolgt daher gleichzeitig eine Streckung des Hirns, die schon von Starck (1953) beim Vergleich von Hirnschädelausgüssen unterschiedlich großer Hunderassen vermutet wurde. Die Allometrie der  $\sqrt[3]{\text{Hirnschädelskapazität}}$  ist eng mit den Allometrien der Länge, Breite und Höhe dieses Körpers korreliert, weil übereinstimmende Allometriekonstanten der Seitenlinien eines Würfels oder Quaders — hier nur als Beispiel genommen — grundsätzlich einen gleichen Wert für die Allometriekonstante des Volumens dieses Körpers bedingen. Da für die Länge und Breite der Hirnkapsel höhere Allometriekonstanten als für die  $\sqrt[3]{\text{Hirnschädelskapazität}}$  errechnet wurden, müssen daher große Schädel von *M.-vison*-♂♂ im Verhältnis zu kleinen relativ erheblich flacher sein bzw. eine geringere Aufwölbung der Hirnkapsel zeigen.

Diese sich aus den Allometriekonstanten ergebenden Schlußfolgerungen stimmen mit den Beobachtungen am Einzelschädel und den im gleichen Sinne zu deutenden Befunden an anderen Raubtierschädeln überein. Einzelne Schädel können von diesen Proportionen abweichen.

#### d) Mastoidbreite

Die Mastoidbreite, die als Schädelmaß häufig Verwendung findet, ist insbesondere für vergleichende Untersuchungen an Musteliden ungünstig, da sie sich aus zwei Größen zusammensetzt: der Hirnkapselbreite und den Mastoidfortsätzen. Letztere stehen eng mit dem Geniekkamm in Verbindung und sind damit in ihrer Größe außer von den Faktoren Gesamtgröße und Hirngröße auch von dessen Entwicklung abhängig. Die Größe der Mastoidfortsätze läßt sich nicht exakt messen, und es mußte daher auf eine Berechnung der Allometriekonstante verzichtet werden. Eingehende Vergleiche

an zahlreichen Schädeln sprechen aber dafür, daß hier ein anderer Größeneinfluß vorliegt als im Falle der Hirnkapselbreite (Isometrie oder positive Allometrie). Wenn ich trotz dieser Bedenken auf dieses Maß näher eingehe, so nur, weil es im Schrifttum zur Kennzeichnung einiger Unterarten mit herangezogen wird und Angaben über die Hirnkapselbreite fehlen.

Die in Abb. 9 und 10 dargestellten Einzelwerte lassen keine Unterschiede in den Mastoidbreiten der verschiedenen Unterarten

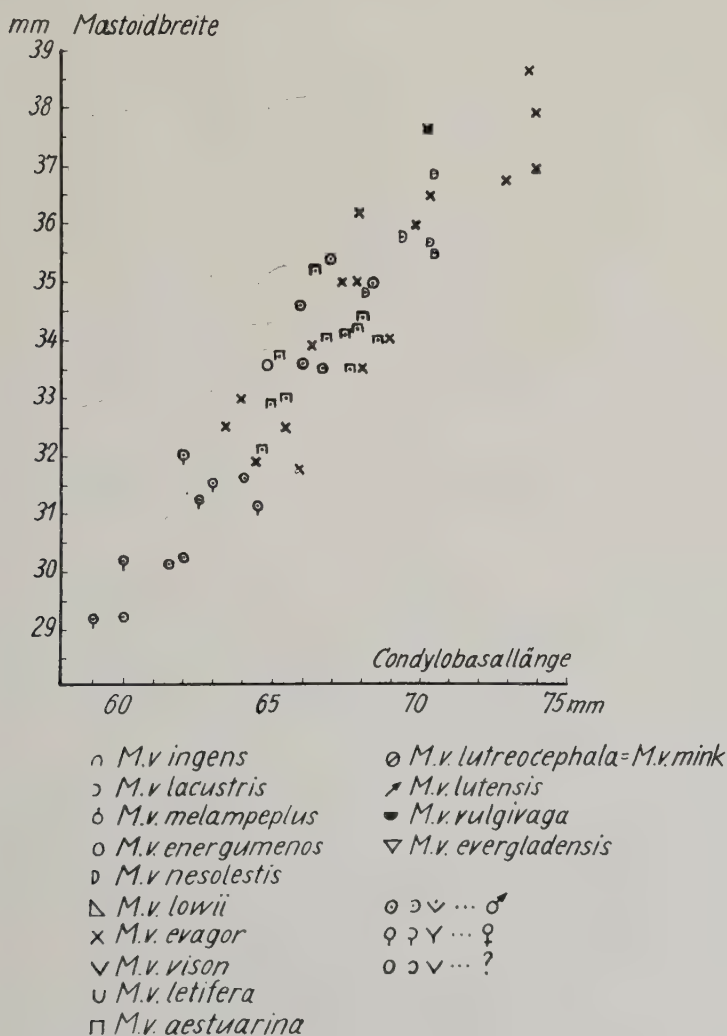


Abb. 9



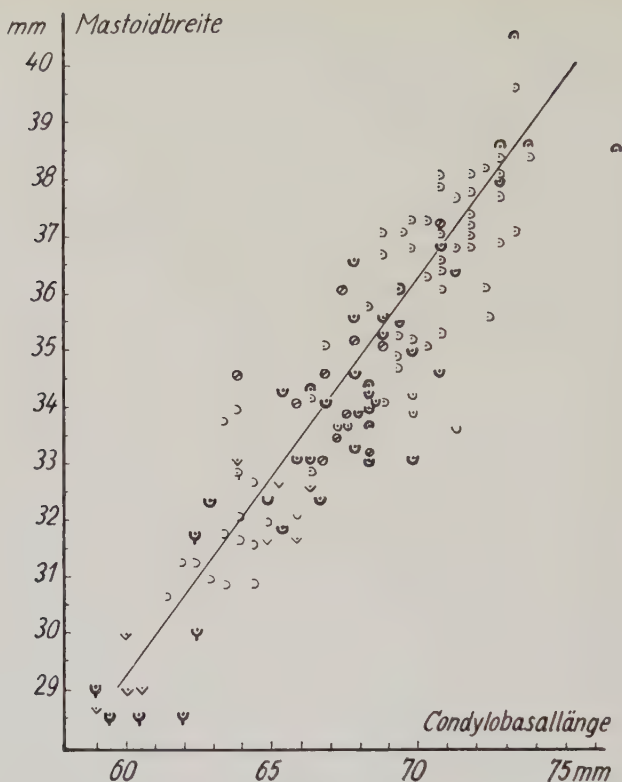


Abb. 10

erkennen. Die Feststellung von Hall (1932), der *evagor*-Schädel sei relativ breit, findet keine Bestätigung. Ebenso wenig fällt *M. v. aestuarina* durch einen schmäleren Hirnschädel als *M. v. energummenos* auf (Grinnell, 1916). Die mir nur durch Angaben aus der Literatur zur Verfügung stehenden Mastoidbreiten von *lutensis*- und *vulgivaga*-Schädel machen deutlich, daß es sich hierbei um ungewöhnlich schlanke Schädel handelt (Abb. 11)<sup>1</sup>. Bemerkenswert ist, daß die Verbreitungsgebiete beider Unterarten nicht aneinander grenzen.

<sup>1</sup> Die in Abb. 10 dem Augenschein nach gezogene Mittellinie wurde auch in Abb. 11 eingetragen, um einen Vergleich zwischen beiden Darstellungen zu erleichtern.

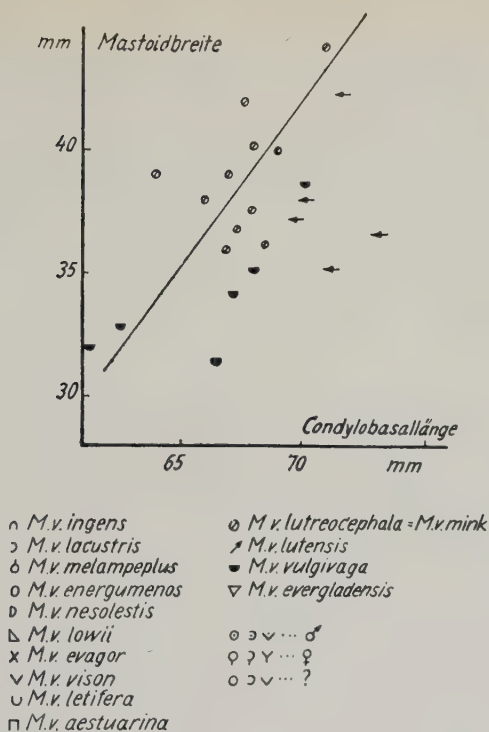


Abb. 11

Die auffallend unterschiedliche Ausbildung der einen Komponente der Mastoidbreite, der Mastoidfortsätze, steht in enger Korrelation mit den übrigen Cristabildungen am Schädel. Diese seien daher eingehend analysiert.

#### e) Cristabildungen

Welche Unterschiede in der Ausbildung der Cristae innerhalb der gleichen Unterart des amerikanischen Nerzes bei zwei sogar annähernd gleich großen Schädeln adulter ♂♂ vorkommen, zeigt Abb. 4. Der Schädel Nr. 5 hat eine messerförmige, extrem entwickelte Crista sagittalis (Scheiteltkamm), die in einen breiten, fast schaufelförmigen Genieckkamm (Linea nuchalis superior) übergeht. Der Schädel wirkt schlank, aber kräftig. Etwas breiter ist Schädel 6. Bei ihm ist die Crista nur angedeutet, als ein Grat gerade noch fühlbar, und der Genieckkamm bildet nur eine schwache Leiste.

Die Cristabildungen sind schon im vergangenen Jahrhundert Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen gewesen (z. B. Fick, 1857, 1859), aber erst durch die Arbeiten von Klatt (1913, 1921, 1928, 1944, 1949) wurde die durch sie bedingte starke Modifizierbarkeit des Oberflächenreliefs des Schädels eingehender analysiert. Experimentelle Studien von Neubauer (1925), Howell (1925) und Washburn (1947) und Angaben von Spöttel (1927) bestätigen die Anschauungen von Klatt. Die Beobachtung, daß große Schädel im allgemeinen ein vielgestaltigeres Oberflächenrelief zeigen als kleinere, kommt auch in neueren Arbeiten über Musteliden zum Ausdruck (Hall, 1951). Wie wenig Klarheit in diesen Fragen aber immer noch im einzelnen herrscht, wird aus der Feststellung von Kahmann (1951) deutlich: „Wie sich die Verhältnisse (Cristaausbildung und -verlauf) am Schädel der Fähe (*Mustela nivalis*) darstellen, wird aus dem Schrifttum nicht überall ersichtlich und konnte trotz fleißiger Bemühungen um Unterlagen auch nicht aus eigener Anschauung erbracht werden.“ Auch Reichstein, der daraufhin (1957) an einem großen Material die Variabilität der Cristabildungen, der Mastoidfortsätze und der Jochbogenbreite bei Mauswiesel- und Hermelinschädeln untersucht, begnügt sich mit einer Darstellung der verschiedenen Variationen und ihrer Häufigkeit im männlichen und weiblichen Geschlecht. Es wird dabei jedes dieser Merkmale recht isoliert gesehen und nicht im Sinne einer anatomisch-physiologischen Betrachtungsweise die Einheit des Schädels in den Mittelpunkt gestellt. Die Cristabildungen bei Mustelidenschädeln und ihre Abhängigkeit von den verschiedenen Faktoren werden daher am Beispiel des Nerzes eingehend untersucht.

Ich wählte dazu 62 Schädel aus, die alle zu der Unterart *Mustela vison lacustris* gehören und von Tieren stammen, die im Wood Buffalo Park erlegt wurden. Der hohe Verwachsungsgrad aller Knochennähte am Schädel und die zum Teil stark abgenutzten Zähne sprechen dafür, daß alle diese Tiere ausgewachsen waren. Um den Einfluß der Schädelgröße auf die Ausbildung dieser Cristae darzustellen, ordnete ich die Schädel zunächst nach ihrer Länge und numerierte sie von 1 bis 62. Auf die Nummern von 1 bis 42 fallen dabei ausschließlich ♂♂. Für die weiteren Schädel fehlen leider überwiegend die Geschlechtsangaben, und eine nachträgliche Zuordnung auf Grund der Größe war nicht möglich. Weiterhin bildete ich sieben Gruppen, in welche die Schädel je nach der Aus-

bildung ihrer Knochenleisten eingestuft wurden. In Gruppe 1 kamen die Schädel mit den stärksten, in Gruppe 7 diejenigen mit den schwächsten Leisten, in die dazwischenliegenden alle entsprechenden Übergänge. Da die Größe der Knochenleisten metrisch nicht befriedigend zu erfassen ist, geschah die Eingruppierung nach dem äußeren Erscheinungsbild und auf Grund sehr ins einzelne gehender Vergleiche, im Zweifelsfalle durch Umrißprojektion. Dabei ergab sich folgendes Bild: Die Schädel in Gruppe 1 mit dem stärksten Scheitelskamm besitzen auch die kräftigsten Occipitalleisten. Während die Crista sagittalis in Gruppe 6 nur noch ein kleiner Wulst ist (Gruppe 7 hat nur eine sichtbare Naht), sind die Occipitalleisten noch deutlich ausgebildet. Das liegt einmal daran, daß sie auch in der ersten Gruppe stärker als der Längsskamm sind, zum anderen scheinen sie weniger von der Form und der Größe der Hirnkapsel abhängig (vgl. weiter unten).

Die Tabelle gibt einen guten Überblick über die Größenverteilung

1	2	3	4	5	6	7
5	4	13	14	6	32	62
1	7	16	2	34	36	60
13	37	30	20	41	46	
3	38	11	55	19	50	
	9	27	10	40	45	
		22	8	42	61	
		26	24	17	59	
		29	28	18	58	
			25	31	56	
			15	33	48	
			51	47	39	
			23	49		
				57		
				52		
				43		
				21		
				35		
				53		
				44		
				54		

Es wird deutlich, daß die Mehrzahl der großen Schädel die stärksten Knochenkämme besitzen, während sie bei den kleinen kaum entwickelt sind. Es liegt also, wie nach den Befunden von Klatt zu



erwarten war, auch bei den Musteliden ein deutlicher Einfluß der Gesamtgröße auf die Ausbildung der Cristae am Schädel vor. Bei einer Reihe von Ausnahmen, die aus der Tabelle ersichtlich sind, weist jede darauf hin, daß auch andere Faktoren die Stärke der Knochenkämme am Schädel mit beeinflussen.

1. Der Schädel 5 mit 72 mm Schädellänge steht an der Spitze der 1. Gruppe und zeigt demnach eine maximale Entwicklung der Knochenleisten. Der festgestellte Einfluß der Gesamtgröße auf die Knochenkämme müßte auch am Schädel 6 mit 71,5 mm Schädellänge zu erkennen sein. Man erwartet ihn auch in Gruppe 1, er steht aber in Gruppe 5, besitzt also trotz der Größe eine ganz schwache Crista sagittalis. Vergleicht man die Hirnschädelkapazitäten beider Schädel, zeigt sich ein bemerkenswerter Unterschied: Schädel 5 =  $11250 \text{ mm}^3$ , Schädel 6 =  $13050 \text{ mm}^3$ .
2. In der 3. Gruppe steht der Schädel 16. Der gleich große Schädel 18 mußte dagegen in die 5. Gruppe eingeordnet werden. Ein Vergleich der Hirnschädelkapazitäten ergibt für den Schädel mit den bedeutend geringeren Cristae (Nr. 18) ein hohes Hirnvolumen.
3. Schädel 2 vermutet man seiner Größe nach in Gruppe 1. Er wurde jedoch in Gruppe 4 eingereiht, da die Knochenkämme relativ gering entwickelt sind. Seine Hirnschädelkapazität liegt erheblich über dem Durchschnitt gleich großer Schädel ( $12900$  zu  $11800 \text{ mm}^3$ ).
4. Innerhalb der Gruppe 2 befinden sich zwei Schädel, die eigentlich in die 5. oder 6. Gruppe gehören und die für ihre Größe ungewöhnlich starke Cristae besitzen: Nr. 37 und 38. Im Verhältnis zu etwa gleich großen Schädeln hat Schädel 38 eine sehr geringe Hirnschädelkapazität ( $9000$  zu  $10120 \text{ mm}^3$ ).

Alle diese Beispiele weisen darauf hin, daß die Entwicklung der Knochenleisten am Schädel, insbesondere der Crista sagittalis, wesentlich durch die Größe der Hirnkapsel bestimmt wird. Damit wird offensichtlich, daß der Einfluß der Größe auf die Cristabildungen letzten Endes auf der negativen Allometrie des Hirns und der damit verbundenen relativen Abnahme der Hirnkapseloberfläche bei steigender Gesamtgröße beruht. Da das Gehirn von kleinen zu großen Individuen in der Größe zurückbleibt, die Muskeln jedoch im gleichen Verhältnis wie die Körpergröße zunehmen,

werden für sie die Ansatzflächen am Schädel relativ immer kleiner. Es müssen daher zusätzlich neue geschaffen werden in Gestalt der Kämme und Leisten (s. auch Klatt, 1949, und Starck, 1953).

Weitere Schädelvergleiche nach der Tabelle führen zu einem dritten Faktor, der auf die Entwicklung der Knochenkämme einwirkt.

5. Der Schädel 36 in Gruppe 6 mit kaum sichtbarer Crista sagittalis und ganz schmalem Geniekkamm hat nur eine wenig höhere Hirnschädelkapazität als der gleich große Schädel 37 in Gruppe 2 mit kräftigen Knochenleisten (10900 zu 10200 mm<sup>3</sup>). Die dazu weit nach vorn gerückte vordere Ansatzlinie der Schläfenmuskeln bei Schädel 37 spricht dafür, daß besonders mächtige Kaumuskeln vorhanden gewesen sind.
6. Beim Vergleich der Schädel 37 und 41, die in der Länge um 1,5 mm differieren, wird besonders deutlich, daß in diesem Falle die kräftigen Knochenkämme des Schädels 37 und deren geringe Ausbildung bei Nr. 41 nicht durch eine relativ kleine bzw. große Hirnkapsel bestimmt sein können. Die Hirnschädelkapazität des Schädels 41 liegt unter dem Durchschnitt derjenigen mit gleicher Schädelänge. Daraus ist zu schließen, daß einmal eine besonders mächtige, zum anderen eine recht schwache Schläfenmuskulatur vorgelegen hat.

Es sind demnach drei Faktoren, die beim Nerz wie bei den Caniden das Oberflächenrelief des Schädels beeinflussen: Gesamtgröße, Hirnkapselgröße und Entwicklung der Kaumuskulatur. Die Bedeutung der Kaumuskulatur in diesem Zusammenhang hat Washburn (1947) besonders eindringlich vor Augen geführt. Bei einseitiger Entfernung des Temporalismuskels und der Nackenmuskeln von neugeborenen Ratten wurde auf der betreffenden Seite weder ein Geniekkamm noch der Mastoidfortsatz entwickelt. Die Form des Interparietale änderte sich, und der Processus coronoideus am Unterkiefer wurde vollständig zurückgebildet. Die Schädelkapsel selbst erfuhr nur ganz geringfügige Veränderungen.

Abschließend noch die Frage: Ist die Größe der Cristae auch abhängig vom Geschlecht oder von der Unterart? Leider waren unter diesen 62 *M.-v.-lacustris*-Schädeln nur 2 als ♀♀ gekennzeichnet. Der in Kapitel 2 aufgezeigte Geschlechtsdimorphismus läßt folgern, daß die allgemein größeren ♂♂ die stärkeren Knochenkämme besitzen. Die Gegenüberstellung einer großen Anzahl jeweils gleich großer Schädel von ♂♂ und ♀♀ bei Farmnerzen ergibt keine Anhalts-

punkte für besondere Einflüsse des Geschlechts auf das Oberflächenrelief des Schädels. Daraus kann wohl auf entsprechende Verhältnisse bei amerikanischen Wildnerzschädeln geschlossen werden. Auch bei den verschiedenen Unterarten zeigten sich nach eingehenden Studien in dieser Hinsicht keine Unterschiede, mit Ausnahme derjenigen, die durch die Größe hervorgerufen werden.

#### f) Länge der Zahnreihe des Oberkiefers (Gebißlänge)

Nach den Untersuchungen am Hirnschädel von *Mustela vison* soll eine Analyse des Gesichtsschädels versuchen, einen Einblick in seine Proportionsverschiebungen zu geben. Für den Gesichtsschädel als Ganzes konnte allgemein bereits positive Allometrie festgestellt werden. Röhrs (1958) fand für das Verhältnis Schnauzenlänge zu Basilarlänge beim Luchs, Puma, Panther und Löwen einen Wert von  $a = 1,29$ . Wie ist nun das allometrische Verhalten der Zahnreihenlänge des Oberkiefers bei *Mustela vison*?

Die größte Gebißlänge von 27 mm besitzen gleich mehrere *lacustris*-♂♂, die kleinste mit 19,5 mm hat ein *lowii*-♀ von 53,5 mm CB-Länge. Bei den ♂♂ beträgt das Minimum 21 mm, bei 58 mm CB-Länge. Die Berechnung der Allometriekonstanten für das Verhältnis Gebißlänge zu Schädellänge ergibt für 92 *M.-vison*-♂♂  $a = 0,9872^1$ . Die Länge des Gebisses nimmt demnach von kleinen zu großen ♂♂ des nordamerikanischen Nerzes allgemein annähernd im gleichen Verhältnis zu wie die Schädellänge. Die Durchsicht zahlreicher großer und kleiner Wildnerzschädel und zusätzlich mehrere Umrißprojektionen bestätigen diese nur schwach negativ allometrische Tendenz der Zahnreihe des Oberkiefers. Das führt zu folgenden Überlegungen: Da die Hirnschädelgröße mit zunehmender Schädelgröße relativ kleiner wird, muß sich folglich der Anteil des Gesichtsschädels vergrößern. Die Zahnreihe des Oberkiefers, die ein wesentlicher Bestandteil des Gesichtsschädels ist, müßte sich also ebenfalls positiv allometrisch verhalten. Die mehrfach überprüfte Allometriekonstante der Gebißlänge liegt dagegen noch unterhalb der Isometrie. Dieses erscheint zunächst als Widerspruch, und es tauchen Zweifel auf an der Bedeutung der Allometriekonstanten für ein sicheres Erkennen der Gesetzmäßigkeiten von Proportionsänderungen innerhalb des Schädels bei Größenzunahme. Eine Klärung ist daher notwendig.

<sup>1</sup>  $r = 0,896$ ;  $zw = 0,31$ .

Zu diesem Zweck wurde die Lage der Siebbeinplatte bei großen und kleinen ♂♂ Nerzschädeln verglichen, wobei sich ergab, daß diese bei kleinen Schädeln deutlich über den Hinterrand der Molaren ragt, bei großen ihn aber höchstens erreicht (Abb. 12). Rechnerisch drückt sich diese Verschiebung der Siebbeinplatte darin aus, daß die Summe Hirnkapsellänge + Gebißlänge bei kleinen Schädeln höher ist als die Länge Supraoccipitale/Inzisiven, bei großen



Abb. 12. Unterschiedlich große Schädel von *Mustela-vison*-♂♂.  
Die Siebbeinplatte verschiebt sich deutlich in ihrer Lage zum Hinterrand der Molaren

Schädeln dagegen gleich groß bzw. niedriger ist. Diese Beobachtungen widerlegen alle Zweifel an dem Wert der Berechnung der Allometriekonstanten  $a$ . Würde sich die Gebißlänge, wie angenommen, in entsprechendem Maße positiv allometrisch verhalten wie die Hirnkapsellänge negativ, dürfte sich die Lage der Siebbeinplatte zum Hinterrand der Molaren nicht verschieben. In Wirklichkeit verändert sich nur die Position des Hinterrandes der Molaren bei Größenzunahme des Schädels nicht oder kaum, da sich die Gebißlänge annähernd im gleichen Verhältnis vergrößert wie die Schädelgröße. Die Siebbeinplatte wird mit der relativen Abnahme der Hirnkapsellänge aber weiter kaudal verlagert. Es erfährt also nur der Teil des Gesichtsschädels oberhalb des Zahnbereichs eine relative Vergrößerung.

Zum Schluß sei noch darauf hingewiesen, daß das allometrische Verhalten der Gebißlänge nicht ohne weiteres mit dem der Zähne gleichgesetzt werden kann, da vergleichende Betrachtungen an



zahlreichen Schädeln zeigen, daß die Zähne, speziell die Praemolaren, auch bei gleich großen Individuen einer Unterart, die Länge des Oberkiefers in sehr unterschiedlicher Weise ausfüllen. Zwischen der Größe der Zähne und der Länge des Oberkiefers besteht beim Nerz keine absolute Korrelation, was im Hinblick auf die Darlegungen von Stengel (1958) von Interesse ist. Bei relativ starkem Gebiß schließen die Zähne eng aneinander an, und einige können sich kulissenartig überschneiden. Schädel mit verhältnismäßig kleinen Zähnen zeigen häufig Zwischenräume zwischen den Zähnen, insbesondere zwischen  $P^2$  und  $P^3$  bzw.  $P^2$  und C. Auffällig ist, daß die Größe von  $P^2$  auch unabhängig von der Größe der anderen Zähne zu variieren scheint.

Auf die Berechnung der Allometriekonstanten für die Größe einzelner Zähne in Abhängigkeit von der Schädellänge mußte verzichtet werden, da bei der Kleinheit der Objekte die Messungen zu ungenau werden. Herre (1951) hat bei Untersuchungen an Schweinen zeigen können, daß bei Verringerung der Körpergröße die Zahngröße nicht in gleichem Verhältnis abnimmt. Starck (1953) kommt nach Studien am Gebiß von Caniden zu gleichen Ergebnissen. Aus Angaben über die Länge der Backenzähne in Prozenten der Basislänge bei verschiedenen großen Hunderassen ist zu entnehmen, daß sich bei Haushunden die Zahngröße negativ allometrisch zur Schädellänge verhält, kleinere Hunde also relativ kräftigere Zähne besitzen als größere. Hierauf hat bereits Klatt (1913, 1949) hingewiesen.

#### g) Länge der Molar-Praemolar-Reihe des Oberkiefers

In der amerikanischen Literatur über den Nerz wird zur Kennzeichnung der Zahngröße die Länge der Molar-Praemolar-Reihe verwendet.<sup>1</sup> Um diese Literaturangaben mitverwerten zu können, wird neben der Gebißlänge auch die Variabilität dieses Maßes hier untersucht.

In Abb. 13 sind von 7 Unterarten die Werte für die Länge der oberen Molar-Praemolar-Reihe (Ordinate) in Abhängigkeit von der Condylbasallänge (Abszisse) eingetragen. Zwischen diesen 7 Unterarten lassen sich nur größenbedingte Unterschiede in den Zahn-

<sup>1</sup> Nach dem im vorigen Abschnitt Gesagten ist verständlich, daß auch von diesem Maß nicht absolut sicher auf die Größe der Zähne geschlossen werden darf.

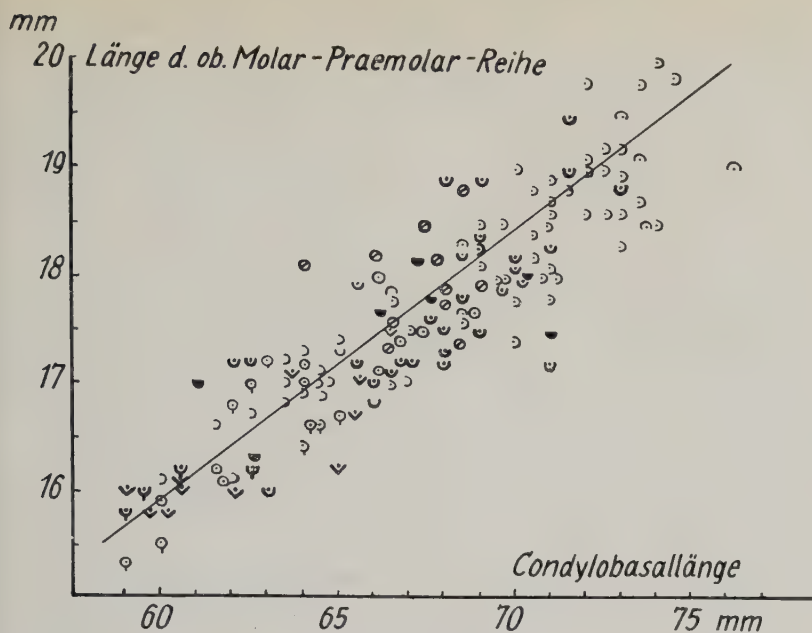


Abb. 13

größen erkennen. Hollister hebt 1913 zur Kennzeichnung von *M. v. energumenos* vornehmlich die kleinen Zähne hervor. Schon die Eintragung seiner eigenen Werte in meine graphische Darstellung widerlegt diese Auffassung. Auch *M. v. vison* unterscheidet sich von gleich großen *lacustris*- oder *letifera*-Schädeln nicht durch die kleineren Zähne. *M. v. ingens* soll sich nach Hollister durch ganz besonders große Zähne auszeichnen: „... teeth larger than in any existing forms except *nesolestis* and *lutensis*.“ Hierbei hat Hollister offensichtlich die hohe Gesamtgröße dieser Formen aus Alaska außer acht gelassen. Auch unter Berücksichtigung seiner Werte ist die Praemolar-Molar-Reihe von *ingens* im Verhältnis zur CB-Länge keineswegs länger als bei den übrigen Subspezies, sondern bei den größten *ingens*-Schädeln eher kürzer. Eine gewisse Ausnahme unter den Nerzen des nordamerikanischen Festlandes machen hinsichtlich der Zahngröße nur die südöstliche Unterart *M. v. lutensis* und eine Reihe von *M.-v.-mink*-Schädeln. Die Zähne von *lutensis* bezeichnete Hollister als die größten aller amerikanischen Nerze. Die graphische Darstellung (Abb. 14) zeigt aber, daß die beiden Inselformen *M. v. evagor* von Vancouver-Inland und

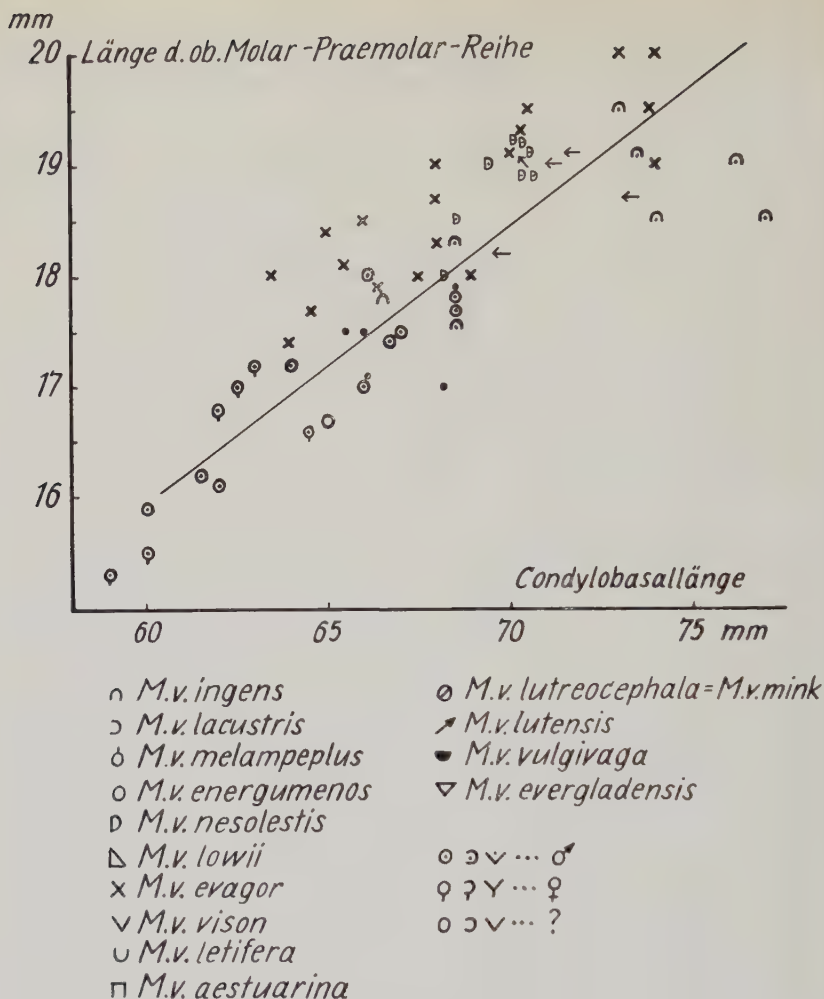


Abb. 14

*M. v. nesolestis* vom Alexander-Archipel im Durchschnitt relativ noch längere Molar-Praemolar-Reihen besitzen. Besonders bei *M. v. evagor* fällt die Größe der Zähne schon bei einer Schädelbetrachtung auf. Gegenüber den Nerzen des benachbarten Festlandes, *M. v. energumenos*, ist dieses ein meist eindeutiger Unterschied. Um so bemerkenswerter erscheint die Übereinstimmung von *M. v. evagor* und *nesolestis* nicht nur in der Zahngröße, sondern auch in der Gesamtgröße und anderer Merkmale. „Indeed *nesolestis* appears to be

the nearest relative of *evagor*“ (Hall, 1932). Da die heutigen geographischen Bedingungen einen Genaustausch zwischen *evagor* und *nesolestis* ausschließen, muß entweder ein ehemals zusammengehöriges Verbreitungsgebiet oder eine parallele Entwicklung angenommen werden. Das letztere ist im Hinblick auf *lutensis* wahrscheinlicher.

#### h) Gebißbreite

Die Größe der Gebißbreite ergibt sich aus dem weitesten und geringsten Abstand der Zahnreihen voneinander und dem Winkel, den sie miteinander bilden. Der größte Abstand der Zahnreihen voneinander beträgt 25,5 mm bei einem *lacustris*-♂ von 74 mm CB-Länge. und 18,5 mm bei einem *lowii*-♀ von 53,5 mm CB-Länge. Die Gebißbreite eines ♂ meines Materials erreicht nur 20 mm (*M. v. vison* mit 58 mm CB-Länge).

Bei der Berechnung der Allometriekonstante für das Verhältnis Gebißbreite zu Schädellänge bei Wildnerz-♂♂ ( $n = 92$ ) erhielt ich für  $a = 0,8632^1$ . Die Molaren kleiner ♂♂ sind danach relativ etwas weiter voneinander entfernt als bei großen. Da die Allometriekonstante der Hirnkapselbreite niedriger als die der Gebißbreite ist, verbreitert sich die Schädelkapsel von kleinen zu großen Nerz-♂♂ in noch geringerem Verhältnis als das Gebiß. Dieses ist daher bei großen Schädeln im Verhältnis zur Hirnkapsel relativ breiter als bei kleinen Schädeln. Solche Vergleiche machen erneut deutlich, daß mit Größenänderungen bedeutende Proportionsverschiebungen am Schädel verbunden sind.

Zwischen den Gebißbreiten von *M.-v.-lacustris*-, *letifera*-, *energumenos*- und *ingens*-Schädeln lassen sich keine Unterschiede feststellen, wenn der Größeneinfluß mit Hilfe der graphischen Darstellung ausgeschaltet wird (Abb. 15). Der Abstand der Molaren scheint bei *M. v. vison* im Durchschnitt etwas geringer zu sein. Ein zuverlässiges Kennzeichen ist dieses für *M. v. vison* jedoch nicht. Demgegenüber liegt die Mehrzahl der Werte von *M. v. evagor* fast im gesamten Größenbereich an der oberen Grenze der jeweiligen Variationsbreite. Wenn auch beim Vergleich von Einzelstücken eine Unterscheidung von anderen Unterarten in diesem Maß häufig nicht sicher möglich ist, bestätigt die allgemein hohe Gebißbreite wiederum die Sonderstellung dieser Nerze. Wie sich *nesolestis* und

<sup>1</sup>  $r = 0,741$ ;  $zw = 0,31$ .



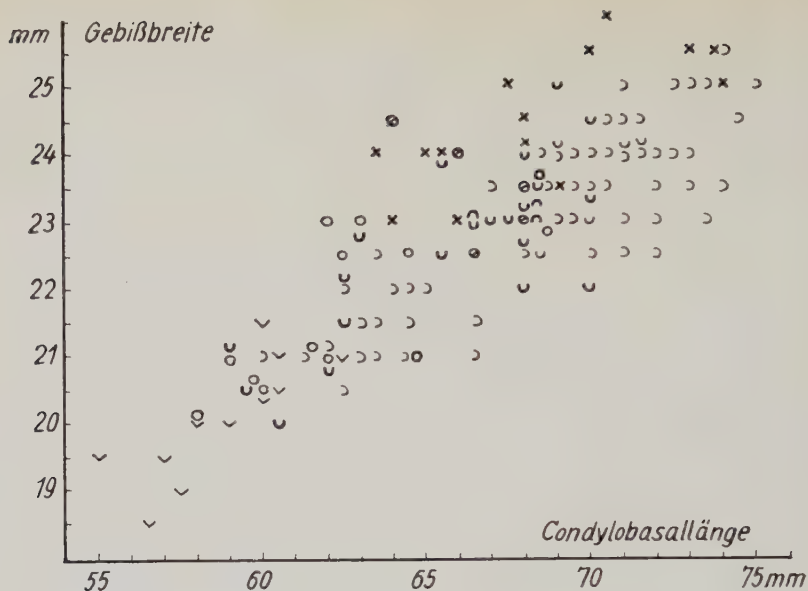


Abb. 15

*lutensis* hierbei verhalten, kann ich nicht aussagen, da mir davon kein Material zur Verfügung stand.

#### i) Rostralbreite

Für drei Unterarten des nordamerikanischen Nerzes, *M. v. lacustris*, *letifera* und *aestuarina*, ist die Rostralbreite nach Angaben von Hollister (1913) und Grinnell (1916) besonders kennzeichnend. Daher sei die Variabilität auch dieses Maßes hier dargestellt. Das Maximum erreicht ein *evagor*-Schädel mit 17,5 mm bei 74 mm CB-Länge, das Minimum für ♂♂ mit 11,9 mm ein *vison*-Schädel von 59 mm CB-Länge, für ♀♀ mit 11,2 mm ein *vison*-Schädel von 56,5 mm CB-Länge.

Durch ein besonders breites Rostrum sollen sich *lacustris*-Schädel auszeichnen und darin von *letifera*-Schädeln sicher zu unterscheiden sein (Hollister, 1913). Die Eintragung der Einzelwerte in ein rechtwinkliges Koordinatensystem läßt erkennen (Abb. 16), daß die größeren *lacustris*-Schädel öfter zu einem breiteren Rostrum neigen. Bei kleineren Individuen ist jedoch eine solche Eigenart nicht zu sichern. Auch das Rostrum von 12 *aestuarina*-Schädeln

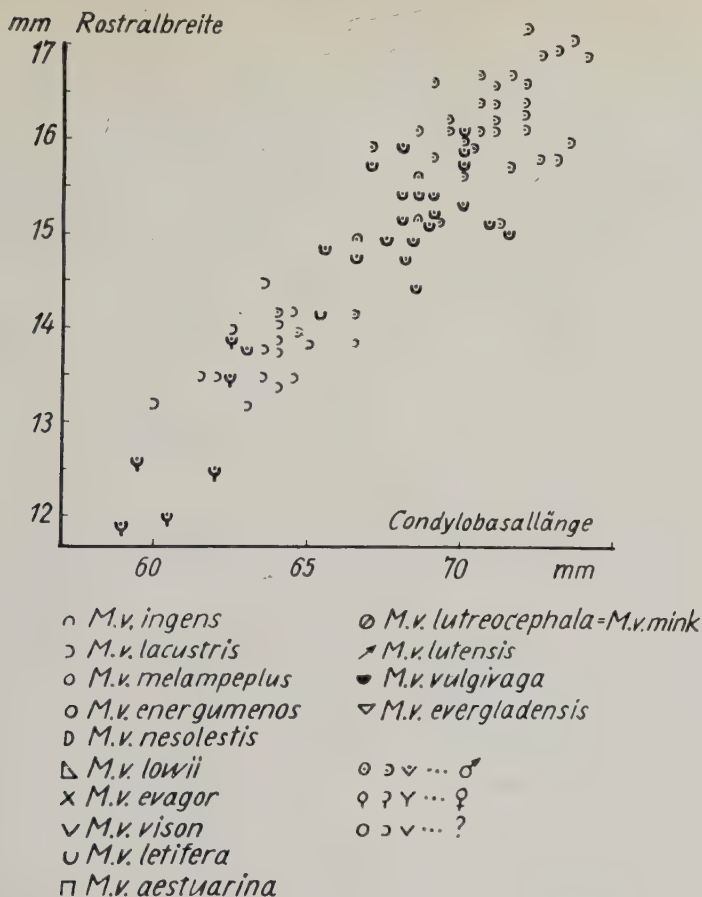


Abb. 16

aus der näheren und weiteren Umgebung der San-Francisco-Bay stimmt mit dem gleich großer *energumenos*-Schädel überein (Abb. 17). Grinnell (1916) hat bei seiner Aussage den Einfluß der Größe nicht genügend beachtet. Die übrigen Unterarten zeigen ebenfalls keine klaren Unterschiede, wenn die Variationsbreite berücksichtigt wird. Nur bei *M. v. vison* scheint ein relativ schmales Rostrum häufiger zu sein. Bemerkenswert ist, daß die *evagor*-Schädel, für die ein besonders breites Gebiß festgestellt werden konnte, nicht auch ein überdurchschnittlich breites Rostrum besitzen, und umgekehrt, *lacustris*-Schädel mit relativ hoher Rostralbreite keineswegs auch durch eine große Gebißbreite auffallen. Beide Maße sind weitgehend unabhängig voneinander.

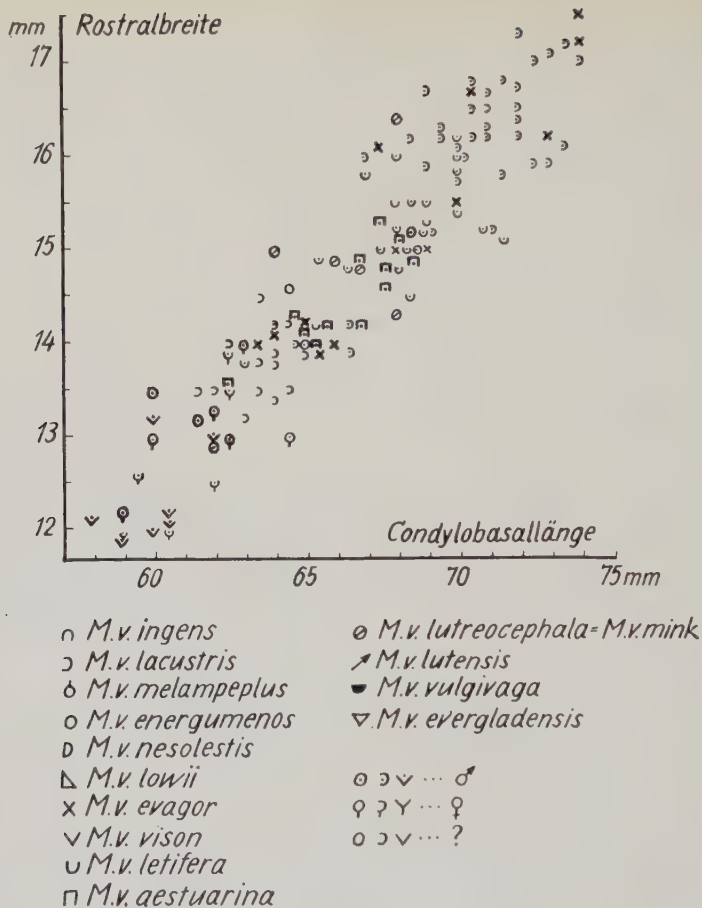


Abb. 17

Insgesamt läßt sich die Aussage machen, daß Unterschiede in den Rostralbreiten zwischen den Unterarten im wesentlichen größenbedingt sind und keine Anhaltspunkte für systematische Aufgliederung bieten.

#### j) Postorbitaleinschnürung

Schon die Durchsicht weniger Schädel läßt eine hohe Variabilität der Postorbitaleinschnürung vermuten. An Hand einer größeren Serie wird offensichtlich, daß die Schädelgröße dieses Maß kaum beeinflußt, also kein allometrisches Verhalten vorliegt, welches durch eine Gerade oder Konstante darstellbar ist. Diese Feststel-

lung ist schon durch die Maximal- und Minimalwerte zu belegen. Unter 85 Schädeln von *M. v. lacustris* besitzt ein ♂-Schädel von 72 mm CB-Länge mit 14,2 mm die geringste und ein nur um 0,8 mm kleinerer die stärkste Postorbitaleinschnürung von 10,2 mm. Dieses ist auch der Minimalwert bei Berücksichtigung der anderen Unterarten. Die geringste Postorbitaleinschnürung von 15,7 mm zeigt ein *minck*-Schädel mit nur 68,5 mm CB-Länge. Noch deutlicher wird die außerordentlich hohe Variabilität und die Unabhängigkeit von der Schädelgröße bei graphischer Darstellung (Abb. 18 und 19).

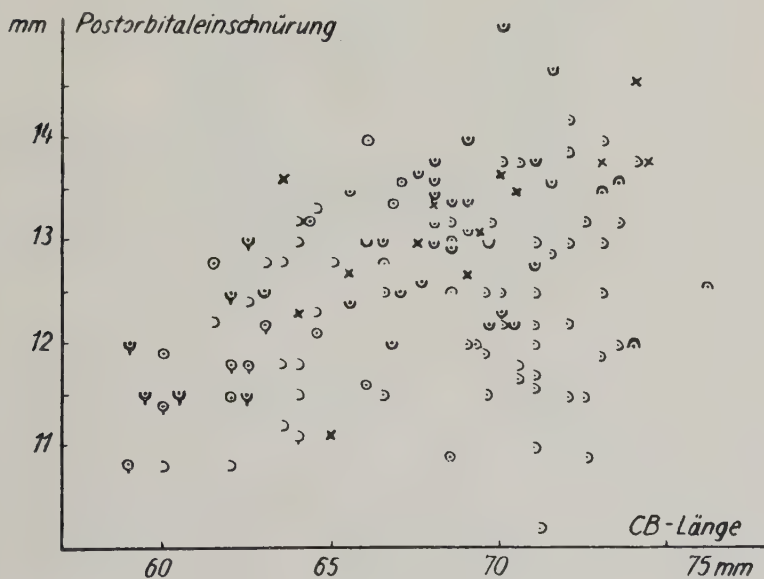


Abb. 18

Es liegt nun die Frage nahe, ob bei einer starken Postorbitaleinschnürung auch das Riechhirn und eventuell das Stirnhirn eine entsprechende Form- bzw. Größenänderung zeigt. Grundsätzlich gilt als gesichert, daß sich die Schädelkapsel der Form und Größe des Gehirns anpaßt und nicht umgekehrt. Beim Nerz und kleineren Musteliden gibt die Schädelkapsel sogar die Furchen und Windungen des Hirns wieder (s. auch Klatt, 1949). Wird die Hirnkapsel eines Nerzschädels bis zum Nasenraum aufgesägt (Abb. 20), so ist schon bei durchschnittlicher Postorbitaleinschnürung eine gewisse



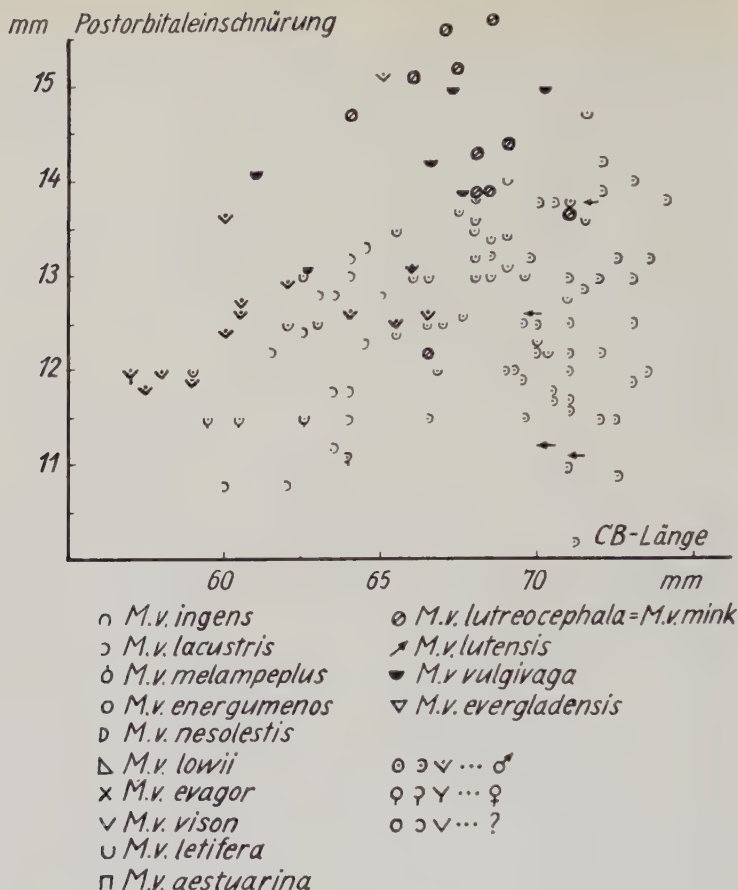


Abb. 19

Diskrepanz zwischen Außen- und Innenkontur erkennbar. Zu beiden Seiten der Siebsteinplatte ziehen, zum Teil vom Nasenraum her, schmale Hohlräume in die Schädelwand hinein. Es sind die auch von anderen Säugetieren bekannten Nasennebenhöhlen. Bei einzelnen Schädeln können solche Hohlräume derartig stark werden, daß die Außenkontur auffällig verändert wird. Gleichzeitig ist dann auch häufig der Nasenraum entsprechend breit. Eine sehr starke Postorbitaleinschnürung deutet darauf hin, daß Nasennebenhöhlen fast völlig fehlen.

Die Ausprägung der Postorbitaleinschnürung kann für einzelne Unterarten charakteristisch sein. Hollister (1913) schreibt, daß



Abb. 20. Aufgesägter *Mustela-vison*-Schädel mit geringer Postorbitaleinschnürung und Nasennebenhöhlen

*letifera*-Schädel von *lacustris*-Schädeln u. a. durch ihre geringere Postorbitaleinschnürung unterschieden werden können. Aus Abb. 18 geht hervor, daß die Postorbitaleinschnürung von *lacustris*-Schädeln im allgemeinen stark ist. Wegen der außergewöhnlichen Variationsbreite ist im Einzelfall mit Hilfe dieses Maßes jedoch nicht zu entscheiden, zu welcher dieser beiden Unterarten ein Schädel gehört.

Zwischen den Werten von *M. v. energumenos*, *evagor* und *ingens* sind keine Unterschiede von Bedeutung zu erkennen. Demgegenüber fallen in Abb. 19 gleich mehrere Unterarten durch besonders hohe Werte auf. *M.-v.-mink*-Schädel bilden dabei die Spitze. Sie lassen sich auch einzeln von den meisten Schädeln der benachbarten Unterarten *M. v. letifera* und *lutensis* auf Grund der geringen Postorbitaleinschnürung trennen, von den *vulgivaga*-Schädeln jedoch nicht. Die vorhandenen *vison*-Werte sind nur schwer zu beurteilen, weil zwei Schädel eine besonders geringe Postorbitaleinschnürung besitzen. Der Mittelwert, der hier zum Vergleich herangezogen werden kann, da kaum ein Einfluß der Größe vorliegt, ist

für die Postorbitaleinschnürung von *M. v. vison* erheblich geringer als für *M. v. mink* (12,8 mm zu 14,4 mm).

Betrachtet man abschließend bei Schädeln mit allgemein schwacher Postorbitaleinschnürung die geographische Verbreitung, dann ist eine gewisse Kontinuität bemerkenswert. An die Unterart *M. v. mink* mit der durchschnittlich geringsten Postorbitaleinschnürung ( $M = 14,4$  mm,  $n = 11$  ♂♂) schließt sich im Süden *M. v. vulgivaga* ( $M = 14,2$  mm,  $n = 6$  ♂♂) und im Westen *M. v. letifera* ( $M = 13,3$  mm,  $n = 31$  ♂♂) an. *M. v. lutensis* von der Küste Carolinas, also in engster Nachbarschaft von *M. v. mink*, zeigt dagegen viel stärkere Postorbitaleinschnürung ( $M = 12,2$  mm,  $n = 5$  ♂♂) und damit geringere Ausbildung von Stirnhöhlen.

#### k) Länge der Bulla tympanica

Die Bulla tympanica ist wegen der unregelmäßigen Form in ihrer Größe nur schwer zu bestimmen. Insbesondere läßt sich die Stärke der Aufwölbung nicht exakt messen, und für die Breite fehlen klare Ansatzpunkte, weil die Bulla in den Mastoidfortsatz übergeht und der Gehörgang am Ende unterschiedlich weit verknöchert ist. Auch ist die wirkliche Länge der Bulla tympanica von außen nicht eindeutig zu erkennen, da sich im Bereich der Condylen mehr oder weniger starke Knochenwülste heranlegen. Um überhaupt Größenvergleiche durchführen zu können, ist jedoch das Längenmaß am geeignetsten.

Schädel der Subspezies *M. v. lowii* sind nach Anderson (1945) gegenüber denen von *M. v. vison* u. a. durch relativ kürzere Bullae gekennzeichnet. In Abb. 21 sind die Längen der Bullae in Beziehung zur CB-Länge graphisch dargestellt. Wenn auch die Unterschiede nur sehr gering sind, wird doch die Angabe von Anderson eindeutig bestätigt. Die Längen der Bullae von Schädeln aus dem Laurentides-Park (L) und aus der Grafschaft Pontiac (V) liegen im Bereich der *lowii*-Werte. Auf Grund mehrerer abweichender Werte für die Hirnschädelkapazität und die Hirnkapselhöhe ist jedoch eine eindeutige Zuordnung von Schädeln aus diesen Gebieten zu *M. v. lowii* nicht möglich, und es liegt hier offensichtlich eine Übergangszone zwischen den beiden Unterarten vor, was schon in Abschnitt a erwähnt wurde.

Bemerkenswerte Unterschiede in den Bullaelängen von *M. v. ingens*, *lacustris*, *letifera*, *energumenos*, *aestuarina* und *mink* konnten nicht festgestellt werden. Auch für die Bullae von *M. v. evagor* gibt

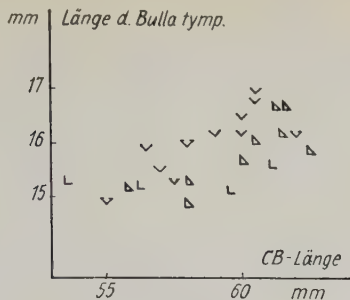
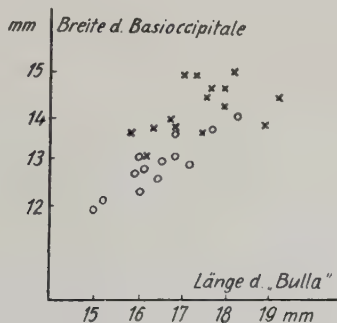


Abb. 21

Hall (1932) „mittlere Größe“ an. Die Länge der Bulla, eigenartigerweise vom Foramen ovale bis zum Foramen lacerum posterior gemessen, soll jedoch größer sein als die Breite des Basioccipitale, gemessen von der Mitte des einen Foramen lacerum posterior zur Mitte des anderen, und sich darin von *M. v.-nesolestis*-Schädeln unterscheiden, bei denen die Bulla im allgemeinen kürzer als die Breite des Basioccipitale ist. Diese Feststellungen sind eindeutig mit genauen Maßen von 5 adulten *evagor*- und 5 adulten *nesolestis*-♂♂ belegt.<sup>1</sup>



○ *M.v. energumenos*

△ *M.v. lowii*

× *M.v. evagor*

▽ *M.v. vison*

○ ○ ○ ... ♂

♀ ♀ ♀ ... ♀

○ ○ ○ ... ?

Abb. 22

<sup>1</sup> Unerklärlich ist mir nur, daß sich für die Bullalänge bei absolut gleichen Meßpunkten an sicheren *evagor*-Schädeln meines Materials in allen Fällen höhere Werte ergeben. (CB-Längen 74–63,5 mm, Längen der Bullae 18,9 bis 16 mm. Hall: CB-Längen 73,8–64,6 mm, Längen der Bullae 14,6–12,7 mm.) Damit vergrößert sich bei meinen Messungen auch die Differenz zwischen der Bullalänge und der Breite des Basioccipitale.

In welchem Verhältnis zueinander stehen diese beiden Maße bei *energumenos*-Schädeln? Nach den Angaben von Hall ist zu schließen, daß hierin keine wesentlichen Unterschiede zu den *evagor*-Schädeln erkennbar sind. Trägt man die Längen der Bullae von *evagor*- und *energumenos*-Schädeln auf der Abszisse und die dazugehörigen Basioccipitalbreiten auf der Ordinate eines rechtwinkligen Koordinatensystems ab, zeigt sich jedoch, daß das Basioccipitale der *energumenos*-Schädel bei gleicher Bullalänge schmaler ist als bei *evagor*-Schädeln (Abb. 22). Auch bei der Gegenüberstellung gleich großer *evagor*- und *energumenos*-Schädel besitzen letztere das schmalere Basioccipitale und häufig einen etwas größeren Abstand zwischen dem Foramen ovale und Foramen lacerum posterior. Mit Hilfe dieser beiden Maße läßt sich demnach die Unterart *M. v. evagor* nicht nur von *nesolestis*, sondern auch von *energumenos* trennen.

Allgemein läßt sich also über die Bullae von *Mustela vison* sagen, daß sie sich in den meisten Fällen größenabhängig verändern. Deutliche Unterschiede in den Bullaelängen bestehen nur zwischen *M. v. lowii* und *vison*; bei *evagor*, *nesolestis* und *energumenos* spielt die Breite des Basioccipitale mit hinein.

#### 4. Zusammenfassende Erörterungen

Die Analyse der Schädel von *Mustela vison* im Sinne der anatomisch-physiologischen Betrachtungsweise und ihre Untermauerung mit Hilfe allometrischer Methoden läßt nunmehr ein klares Urteil über die innerartliche Formbildung bei Nerzschädeln zu.

Der nordamerikanische Nerz variiert in der Körpergröße beträchtlich nach geographischer Herkunft und Geschlecht. ♂♂ werden größer als ♀♀. In der geographischen Verteilung zeigt sich eine klinhafte Größenabnahme im Sinne der Bergmannschen Regel von Norden nach Süden. Diese Aussage gilt jedoch nicht uneingeschränkt, denn im Norden, in Labrador, leben die sehr kleinen Subspezies *M. v. lowii* und *vison* und im Westen, vom Yukon-Territorium ab, die kleine Form *M. v. energumenos*, während im Süden, an der Küste Carolinas, die recht große Unterart *M. v. lutescens* beheimatet ist.

Die Körpergröße beeinflußt die Proportionen des Schädels und seiner Einzelteile. Von kleinen zu großen ♂♂ Individuen des nordamerikanischen Nerzes nimmt die Hirnschädelkapazität und damit



das Hirn allgemein nur wenig zu. Die Breite der Hirnkapsel bleibt ebenfalls zurück. Sie vergrößert sich in geringerem Verhältnis als die Länge, und daher erfolgt eine Streckung des Gehirns, verbunden mit einer relativen Verringerung der Höhe bzw. Aufwölbung. Die Länge der Zahnreihe des Oberkiefers nimmt in annähernd gleichem Verhältnis zu wie die Schädellänge. Der Gesichtsschädel oberhalb des Zahnbereichs vergrößert sich jedoch in stärkerem Verhältnis, so daß die Siebbeinplatte weiter kaudal verlagert wird. Die Gebißbreite bleibt im Verhältnis zur Schädellänge zurück, sie nimmt jedoch etwas stärker zu als die Breite der Hirnkapsel. Auch die Bullalänge zeigt eine relative Abnahme.

Nach Ausschaltung dieses Größeneinflusses treten die für die Systematik wichtigen größenunabhängigen Formunterschiede hervor: Relativ hohe Hirnschädelkapazitäten besitzen *M. v. vison*-, *mink*- und *energumenos*-Schädel, durch relativ niedrige zeichnen sich *evagor*-Schädel aus. Diese Unterarten zeigen allgemein auch entsprechend lange Hirnkapseln. Bei einigen Individuen ist die abweichende Größe des Hirnvolumens jedoch allein durch die Hirnkapselbreite bzw. die Aufwölbung bedingt.

Von der Norm abweichende Mastoidbreiten ergeben sich bei *M. v. lutensis*. Nach den Literaturwerten ist ihr Hirnschädel ungewöhnlich schlank, oder die Mastoidfortsätze sind nur sehr schwach entwickelt.

Große Unterschiede sind in den Cristabildungen zu beobachten. Ihre Entwicklung ist abhängig von der Gesamtgröße, der relativen Größe der Hirnkapsel und der Ausbildung der Kaumuskulatur. Zur Kennzeichnung von Unterarten sind die Cristabildungen, nach dem vorliegenden Material zu urteilen, nicht geeignet.

Hinsichtlich der Zahngröße heben sich vor allem zwei Unterarten heraus: die beiden Inselformen *nesolestis* und *evagor*. Die letzte Unterart besitzt im Verhältnis zur Schädellänge besonders große Zähne und fällt auch durch die relativ hohe Gebißbreite auf. Das Rostrum ist dagegen nicht besonders breit. Es variiert auch bei den übrigen Unterarten im wesentlichen größenabhängig.

Die allometrische Analyse lehrt weiterhin, daß die Postorbital-einschnürung von der Schädelgröße weitgehend unabhängig ist. Eine sehr starke Postorbitaleinschnürung deutet auf fast völliges Fehlen von Nasennebenhöhlen hin. Besonders entwickelt sind diese Höhlen allgemein bei Schädeln von *M. v. mink*, etwas schwächer bei

*M. v. vulgivaga*. In den Bullaelängen bestehen deutliche, größen-unabhängige Unterschiede zwischen *M. v. lowii* und *vison*. *M. v. evagor*, *nesolestis* und *energumenos* unterscheiden sich nach den Verhältnissen des Abstandes Foramen ovale—Foramen lacerum posterior zur Breite des Basioccipitale.

Nach diesen Befunden lassen sich die Schädel der einzelnen Unterarten folgendermaßen charakterisieren (die Angaben beziehen sich dabei auf die Norm der Schädel einer Unterart)<sup>1</sup>:

*Mustela vison evagor* Hall, 1932

Mittelgroß ( $\sigma\sigma$   $M = 69,6$  mm CB-Länge). Im Verhältnis zur Schädelgröße sind die Zähne auffallend kräftig, das Gebiß ist das relativ stärkste von allen Unterarten. Damit verbunden ist eine relativ hohe Gebißbreite. Die Hirnschädelkapazität ist verhältnismäßig niedrig, die Hirnkapsel relativ kurz. Das Basioccipitale, gemessen von der Mitte des einen Foramen lacerum posterior zur Mitte des anderen, ist deutlich schmaler als der Abstand Foramen ovale—F. lacerum posterior.

*Mustela vison nesolestis* (Heller), 1909

Größe etwa wie *evagor* ( $\sigma\sigma$   $M = 69,9$  mm CB-Länge). Die Zähne sind etwas kleiner. Das Basioccipitale ist breiter als der Abstand Foramen ovale—F. lacerum posterior.

*Mustela vison vison* Schreber, 1777

Klein ( $\sigma\sigma$   $M = 62$  mm CB-Länge). Die Hirnschädelkapazität ist im Verhältnis zur Schädellänge groß, die Hirnkapsel relativ lang. Die Postorbitaleinschnürung ist stärker als bei *mink*, das Rostrum durchschnittlich etwas schwächer als bei gleich großen Schädeln anderer Unterarten.

*Mustela vison lowii* Anderson, 1945

Sehr klein ( $\sigma\sigma$   $M = 59,8$  mm CB-Länge). Die Hirnschädelkapazität ist im Verhältnis zur Schädellänge geringer, und die Bullae tympanicae sind relativ kürzer und vorn etwas flacher als bei *vison*.

*Mustela vison mink* Peale and Palisot de Beauvois, 1796

Mittelgroß ( $\sigma\sigma$   $M = 68$  mm CB-Länge). Besitzt die geringste

<sup>1</sup> Bei der Überprüfung der bisher aufgestellten Unterarten von *Mustela vison* wandte ich die in Kapitel III/1 angeführte 75%-Regel nur dann an, wenn die graphischen Darstellungen der Einzelwerte keine eindeutige Beurteilung zuließen. So wurde eine zu schematische Einteilung nach dieser nützlichen, aber bei strenger Anwendung zu starren Regel vermieden.

Postorbitaleinschnürung von allen Unterarten. Im Verhältnis zur Schädellänge ist die Hirnschädelkapazität groß und die Hirnkapsel lang. Die Zahngröße liegt etwas über dem der Schädellänge entsprechenden Durchschnitt anderer Unterarten.

*Mustela vison lutensis* (Bangs), 1898

Groß ( $\sigma\sigma$   $M = 71$  mm CB-Länge). Die Mastoidbreite ist im Verhältnis zur Schädelgröße geringer als bei den übrigen Unterarten, die Hirnkapsel wirkt daher besonders schlank. Die Zähne sind relativ kräftig.

*Mustela vison vulgivaga* (Bangs), 1895

Klein ( $\sigma\sigma$   $M = 65,9$  mm CB-Länge). Die Postorbitaleinschnürung ist gering, schwächer als bei *lutensis*. Die Mastoidbreite ist im Verhältnis zur Schädellänge kleiner als bei *mink*.

*Mustela vison energumenos* (Bangs), 1896

Klein ( $\sigma\sigma$   $M = 65$  mm CB-Länge). Im Verhältnis zur Schädellänge ist das Basioccipitale schmaler als bei *evagor*-Schädeln. Die Hirnschädelkapazität ist durchschnittlich relativ größer als bei *evagor*. Zu den Formen aus dem Inneren Nordamerikas ist diese Differenz sehr gering, und da weitere größenunabhängige Unterschiede am Schädel fehlen, bleibt nur die geringe Durchschnittsgröße als Kennzeichen gegenüber *ingens*, *lacustris* und *letifera*.

Die von Hollister (1913) angeführten Unterschiede zwischen Schädeln von *M. v. ingens*, *lacustris* und *letifera* erwiesen sich zwischen *ingens* und *lacustris* als rein größenbedingt. Die gegenüber *lacustris* geringere Postorbitaleinschnürung und das schwächere Rostrum bei *letifera* sind keine durchgehenden Merkmale, die eine eindeutige Zuordnung gestatten. Um diesen Befund zu sichern, wurde der Coefficient of Difference (Mayr, Linsley, Usinger, 1953) berechnet. Er beträgt für die Postorbitaleinschnürung der  $\sigma\sigma$  der beiden letzten Gruppen  $CD = 0,53$ , für die Rostralbreite  $CD = 0,52$  (beide Werte für gleiche Variationsbreite der Schädel-längen) und für die Schädellänge  $CD = 0,65$ . Zur Erfüllung der 75%-Regel ist aber ein CD-Wert von 1,28 (!) erforderlich. Bezüglich der Fellqualität (Farbe und Textur) stehen die Alaskanerze den Nerzen westlich der Hudson-Bay keineswegs nach (Schmidt, 1953). Zu *letifera* hin werden Unterschiede im Fell genannt (Hollister, 1913), bei deren Ausbildung geographische Faktoren (Klima)

eine Rolle spielen dürften. Nach dem mir bekannten Schrifttum ist eine klinhafte Änderung der Fellfarbe und -struktur zu den warmen Gebieten hin anzunehmen. Da außerdem eine gleitende Größenabnahme von *ingens* über *lacustris* zu *letifera* vorliegt, besteht kein zwingender Grund, die Nerze von Alaska bis Oklahoma in drei Unterarten aufzuteilen. Die bisherigen Unterarten *M. v. ingens*, *lacustris* und *letifera* können zu einer Unterart vereinigt werden:

*Mustela vison ingens* (Osgood), 1900

Im allgemeinen groß (♂♂  $M = 70,2$  mm CB-Länge). Sehr große Individuen in Alaska (max. 77 mm CB-Länge) und mittelgroße in Kansas (♂♂ Durchschnitt = 68 mm CB-Länge). Die Hirnschädelkapazität ist im Verhältnis zur Schädellänge geringer als bei *vison* und *mink*. Die Postorbitaleinschnürung ist im allgemeinen deutlich stärker als bei gleich großen *vison*- und *mink*-Schädeln.

Ausschließlich auf Grund von Schädelmerkmalen unterschied Grinnell (1916) von *M. v. energumenos* die Nerze aus der weiteren Umgebung von San Francisco und nannte sie *M. v. aestuarina*. Eingehende Vergleiche unter Verwendung seiner Meßwerte ergaben nur größenbedingte Unterschiede zu *energumenos*, und zwar ist nach dem vorliegenden Material (entgegen Grinnell, 1916) *energumenos* nicht größer als *aestuarina* (s. a. Abb. 3). Die steile Innenseite der Bullae erwies sich als ein wenig konstantes Merkmal, da diese auch innerhalb anderer Unterarten verschieden ausgebildet ist. Es spricht daher nichts dafür, Nerze aus dem Tiefland West-Zentral-Californiens als eine besondere Unterart zu behandeln. Sie sind zu *M. v. energumenos* zu stellen.

Von den beiden letzten Unterarten *M. v. melampeplus* von der Kenaihalbinsel in Alaska und *M. v. evergladensis* aus den Sümpfen Floridas stand mir leider kein Material zur Verfügung, und die Literaturwerte sind zu spärlich, um nachzuprüfen, ob Größeneinflüsse bei der Herausstellung besonderer Merkmale berücksichtigt wurden.

Der Wert der Subspezies als niedrigste systematische Einheit wird in einer Reihe neuer Veröffentlichungen, insbesondere amerikanischer Wissenschaftler, stark angezweifelt (Wilson und Brown, Gosline, Burt, Gillham, 1954). Es wird vorgeschlagen, den „künstlichen“ Unterartbegriff abzuschaffen und statt dessen die geographische Variation der einzelnen Merkmale innerhalb des Ver-



breitungsgebietes einer Art eingehend zu studieren und in Merkmalsgradienten (clines) darzustellen. Welche Gesichtspunkte ergeben sich nun zu diesen Fragen aus den Untersuchungen am nordamerikanischen Nerz?

Gleitende Merkmalsänderungen konnten nur für die Größe, die Fellfarbe und die Postorbitaleinschnürung nachgewiesen werden. Sie erstrecken sich nicht über das gesamte Verbreitungsgebiet der Art, sondern mehrere Unterarten nehmen Sonderstellungen ein (z. B. *M. v. vison* und *lowii* in der Größe). Die allmähliche Größenabnahme nach Süden scheint mit einer deutlichen Aufhellung der Fellfarbe zu den warmen Gebieten hin einherzugehen. Eine gewisse Kopplung ist aber nur für diese beiden Merkmale zu beobachten. Wandlungen in der Postorbitaleinschnürung erfolgen in einer anderen Richtung. Von *M. v. mink* mit einer auffallend geringen Postorbitaleinschnürung ist eine Zunahme nach Westen (*letifera*) und Nordwesten (*lacustris*), aber auch nach Süden (*vulgivaga*) zu erkennen. Auch Durrant (1955) berichtet, daß gleitende Merkmalsänderungen selten in gleicher Richtung verlaufen. Eine Darstellung durch clines wird also sehr schwierig, zumal dann, wenn, wie beim Nerz, jeweils einzelne Merkmale hinzukommen, die sich auf kurze geographische Entfernung deutlich ändern (z. B. Hirnvolumen). Zwischen den Nerzschädeln des Gebirgslandes entlang der Pazifischen Küste und den Schädeln von der Vancouver-Insel bestehen offensichtlich keine gleitenden Übergänge in den sie unterscheidenden Merkmalen. Wie fast stets bei Inselpopulationen (Mayr, 1954) läßt sich eine eindeutige Trennungslinie ziehen. Sollen derartige Populationen den Rang von Arten erhalten? Ich möchte diese Frage verneinen, da diese Formen sicher Glieder einer Fortpflanzungsgemeinschaft sein werden.

Die Kategorie der Subspezies ist nicht mit der Kategorie der Art zu vergleichen (Mayr, 1954). „Unterarten sind subjektiv begrenzte Definitionseinheiten“ (Herre, 1960), die in erster Linie einen praktischen Wert besitzen, in dem sie die oft starke Variabilität innerhalb einer Art etwas ordnen. Die Aufstellung einer Unterart erscheint jedoch nur dann sinnvoll, wenn die Variationsbreiten einzelner Merkmale gegenüber denen anderer Populationen eindeutig verschoben sind und auf größere geographische Entfernung keine gleitenden Übergänge festgestellt werden können. Hierzu ist aber ein genaues Studium der Gesamtvariabilität einer Art unerlässlich. Bevor eine solche Untersuchung möglich ist, kann eine Kenn-



zeichnung der besonders ausgeprägten Erscheinungsformen innerartlicher Variabilität erwünscht sein. Dazu ist die Unterartbeschreibung von Nutzen (Terentjew, 1958). Doch ist Zurückhaltung geboten, wenn von solcher noch unsicheren Grundlage aus stammesgeschichtliche Spekulationen gewagt werden, weil Erscheinungen innerartlicher Ausformung und zwischenartliche Unterschiede leicht falsch beurteilt werden, wenn die Gesamtvariabilität innerhalb einer Art noch nicht hinreichend bekannt ist.

#### IV. Formenwandel des Schädels im zwischenartlichen Bereich

Nach den Erhebungen über die innerartlichen Unterschiede bei *Mustela vison* ist die Frage nach deren phylogenetischem Wert zu stellen. Im allgemeinen wird heute die Meinung vertreten, daß sich Arten auf dem Weg über geographische Rassen ausbilden. Es fehlt aber auch nicht an Stimmen, welche zwischen Artausformung und Artbildung Unterschiede annehmen (Kleinschmidt, Goldschmidt). Diese Bedenken erhalten neues Gewicht durch Befunde von Meunier (1951, 1959) und Röhrs (1958, 1959), welche deutlich machen, daß innerartliche allometrische Beziehungen von den zwischenartlichen und denen in der Phylogenie in den meisten Fällen verschieden sind.

Ein Beitrag zur Klärung dieser Problematik kann durch eine vergleichende, strukturelle Betrachtung der innerartlichen Merkmalsbildung einer Art, wie sie hier für *M. vison* vorgelegt wurde, mit den Artunterschieden innerhalb der gleichen oder verwandter Gattungen geleistet werden.

Für Vergleiche der Schädelformen des amerikanischen Nerzes mit denen einer nahe verwandten Art stehen neben dem europäischen Nerz (*Mustela lutreola*) Wiesel, Hermelin und Iltis zur Auswahl. Zur Darstellung des größenabhängigen Formenwandels zwischen Arten mit Hilfe allometrischer Methoden eignen sich die Mauswiesel (*Mustela nivalis*) wegen des beträchtlichen Größenunterschiedes zu den Nerzen besonders gut. Hinzu kommt, daß sich das Verbreitungsgebiet des Mauswiesels von Europa, Nordafrika und Asien auch über große Teile Nordamerikas erstreckt (Reichstein, 1957). Die Wahl einer Art aus einer anderen Gattung fiel auf den Marder, weil er den Nerz an Größe übertrifft und damit eine günstig abgestufte Größenreihe vom Mauswiesel an aufwärts vorliegt. Da der nordamerikanische Marder (*Martes americana*) sehr eng mit dem

eurasiatischen Baummarder (*Martes martes*) verwandt ist („may be conspecific with *M. martes* and *M. zibellina*“; Hagmeier, 1955, 1958), wurde aus Gründen der Materialbeschaffung der Baummarder vorgezogen.

Zunächst eine kurze Übersicht über die Systematik der Musteliden.

### 1. Die Systematik der Musteliden

Die Familie Mustelidae unterteilte Pocock (1922) in 15 rezente Unterfamilien. Diese „bewildering number“ (Ellermann und Morrison-Scott, 1951) wurde durch Simpson (1945) auf die Subfamilien Mustelinae (Raubmarder), Mellivorinae (Honigdachse), Melinae (Dachse), Mephitinae (Stinktiere) und Lutrinae (Otter) reduziert. Dieser Einteilung folgen Ellermann und Morrison-Scott (1951) und Sanderson (1956), während Miller und Kellogg (1955) die Tayrinae, Grisoninae und Guloninae von den Mustelinae, die Taxiidinae (amerikanische Dachse) von den Melinae und die Enhydrinae (Seeotter) von den Lutrinae als eigene Unterfamilie abtrennen. Durch die starke Zusammenfassung von Simpson ist insbesondere in der Unterfamilie Mustelinae die Zahl der rezenten Gattungen recht groß:

*Mustela* Linnaeus, 1758 (Wiesel, Hermelin, Iltis, Nerz)

*Vormela* Blasius, 1884 (Tigeriltis)

*Martes* Frisch, 1775 (Marder, Zobel)

*Charronia* Gray, 1865 (Buntmarder oder Charsas)

*Galera* Browne, 1789 (= Tayra Oken, 1816)

*Grison* Oken, 1816 (= Grisons)

*Grisonella* Thomas, 1912

*Lyncodon* Gervais, 1844 (Zwerggrison)

*Zorilla* Oken, 1816 (Bandiltis)

*Poecilictis* Thomas und Hinton, 1920 (Streifenwiesel)

*Poecilogale* Thomas, 1883

*Gulo* Frisch, 1775 (Vielfraß)

Über die stammesgeschichtliche Stellung der Gattungen *Mustela* und *Martes* liegen nur wenige gesicherte Angaben vor. Die phylogenetischen Zusammenhänge können im einzelnen bisher nur vermutet werden (Dehm, 1950). Die zeitliche Einordnung der Differenzierungen in die verschiedenen Arten scheint noch gar nicht möglich. Winge (1941) hält die Marder für die primitivste Gruppe

unter den rezenten Mustelinae. Er kommt zu dieser Auffassung, weil u. a. die Marder noch den ersten Praemolaren besitzen, das Gehirn nicht besonders groß erscheint, die Bulla tympanica nur schwach durch Leisten gegliedert wird, ferner die Gestalt des Körpers sehr an die Formen anderer, niedrigstehender Carnivoren erinnert. Die starke Kammerung der Bullae (auch Herre, 1953), eine Gehirnentwicklung, welche die Schädelform in weit größerem Maße beeinflußt als gewöhnlich, und starke Anpassungen des Körpers an ein Schlüpfen durch kleine Öffnungen und enge Gänge (z. B. *Mustela nivalis*) sollen demgegenüber dafür sprechen, daß die Gattung *Mustela* eine höhere Entwicklungsstufe erreicht hat.

Eine Darstellung der Entfaltung der Musteliden von Dehm (1950), in der auch die Angaben von Pilgrim (1932) verwendet sind, zeigt für die Gattung *Mustela* eine frühe und für *Martes* eine bedeutend spätere Abzweigung von den † *Plesictis*-Formen. Die Linien, die einmal zu *Mustela* und zum anderen zu *Martes* führen, haben sich demnach schon relativ früh voneinander getrennt. Eine einfache Endgabelung einer Stammlinie, in deren Fall Vergleiche des allometrischen Verhaltens mehrerer Schädelmaße beider Gattungen einen Einblick in die phylogenetische Entwicklung über einen begrenzten Zeitraum geben könnte, liegt also offenbar nicht vor.

Bevor aber die Schädel verschiedener Gattungen verglichen werden, sei die Art, welche dem nordamerikanischen Nerz am nächsten steht, eingehender betrachtet.

## 2. Der europäische Nerz (*Mustela lutreola* Linnaeus, 1761) und seine besonderen Schädelmerkmale

Der europäische Nerz, der im 17. Jahrhundert von Frankreich und Süditalien bis Finnland und weit nach Rußland hinein verbreitet war, ist in Mitteleuropa schon um 1800 sehr selten gewesen (Wildungen, 1799) und heute nur noch in Osteuropa anzutreffen. Äußerlich unterscheidet er sich nur wenig vom *Mustela vison*. Er erreicht nicht dessen Maximalgrößen und liegt auch im Größendurchschnitt, gemessen an den Schädelhöhen, niedriger (*M. vison* ♂♂  $\bar{M} = 67$  mm CB-Länge, *M. lutreola* ♂♂  $\bar{M} = 64$  mm CB-Länge). Sein Fell wird nicht so hoch bewertet, da es in Farbe, Grannen und Unterwolle etwa dem der südlichsten Unterarten von *M. vison* entspricht.

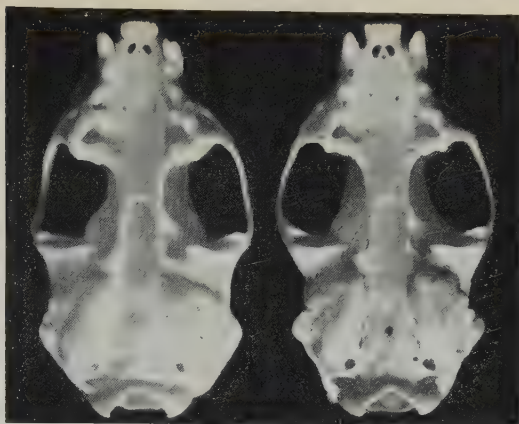


Abb. 23. Schädel von *Mustela vison* (links) und von *Mustela lutreola* (rechts)

Bei der Gegenüberstellung gleich großer Schädel von *Mustela vison* und *M. lutreola* (Abb. 23) zeigen sich eine ganze Reihe von Unterschieden. Die Hirnkapsel des europäischen Nerzes ist im allgemeinen relativ lang und gleicht darin den Unterarten *M. vison mink* und *M. v. vison*. Da sie aber meistens verhältnismäßig schmal ist, entspricht die Hirnschädelkapazität dem Durchschnitt bei amerikanischen Nerzen. Außer dem allgemein etwas schwächeren Gebiß fallen vor allem die kleinen Molaren auf. Die Länge der Zahnreihe des Oberkiefers ist daher eindeutig kürzer als bei vergleichbaren *M.-vison*-Schädeln. Das Gebiß ist auch geringfügig schmaler. Die Werte für die Postorbitaleinschnürung liegen etwas über dem Durchschnitt gleich großer nordamerikanischer Nerze. Ein sicheres Merkmal für *M. lutreola* sind neben den kleinen Molaren die langgestreckten und stärker aufgewölbten Bullae tympanicae. Außer diesen beiden eindeutigen Kennzeichen sind die übrigen Unterschiede zwischen Schädelmaßen beider Arten nur geringfügig, und die Variationsbreiten überschneiden sich weitgehend.

Ein Vergleich der Allometriegeraden konnte leider nicht durchgeführt werden, da es mir nicht möglich war, für allometrische Berechnungen ausreichendes Material von *Mustela lutreola* zu erhalten. Die Anwendung allometrischer Methoden ist für Vergleiche mit *Mustela vison* auch nicht erforderlich, da zu den Schädeln von *M. lutreola* gleich große vom amerikanischen Nerz zur Verfügung standen.



Von größerer Bedeutung jedoch ist die Berechnung von Allometriegeraden im folgenden Kapitel. Beim Vergleich sehr unterschiedlicher Größen kommt es dort darauf an, Größeneinflüsse auf das Schädelbild zu erkennen, die Proportionsverschiebungen darzustellen und die größenunabhängigen Formunterschiede herauszuarbeiten.

### 3. Die Formenunterschiede zwischen Schädeln vom Mauswiesel (*Mustela nivalis* Linnaeus, 1766), nordamerikanischen Nerz (*Mustela vison* Schreber, 1777) und Baummarder (*Martes martes* Linnaeus, 1785)

#### a) Hirnschädelkapazität

Innerhalb der Mauswiesel und der Baummarder zeigen sich sehr ähnliche größenbedingte Formänderungen der Hirnkapsel wie beim Nerz. Der Hirnschädel der kleinen Individuen einer Art erscheint besonders groß, er ist meist stark gerundet, und Cristae fehlen oft völlig. Die großen Schädel besitzen für gewöhnlich eine dachförmig abgeflachte Hirnkapsel, sie sind bedeutend schlanker

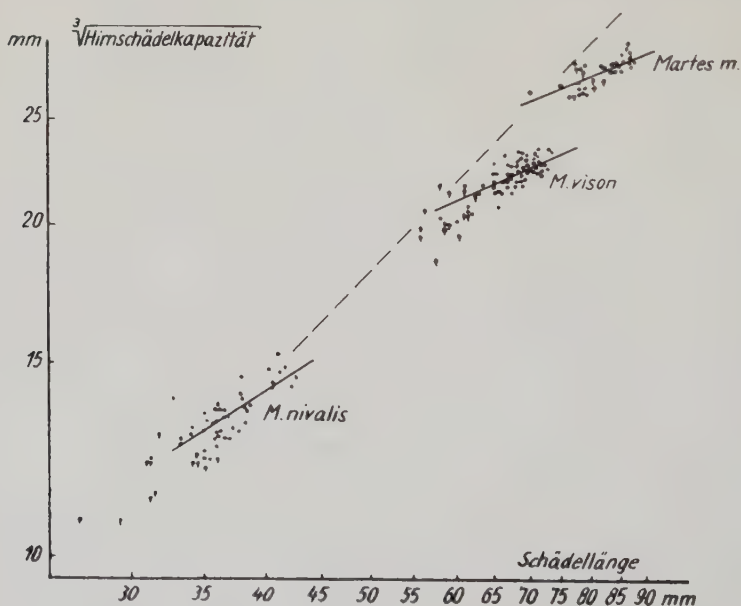


Abb. 24.  $\sqrt[3]{\text{Hirnschädelkapazität}}$  in Beziehung zur Schädelgröße. Doppelt logarithmische Auftragung und berechnete Allometriegeraden. *Mustela-nivalis*-♂♂  $a = 0,6357$ , *M.-vison*-♂♂  $a = 0,4438$ , *Martes m.*  $a = 0,4413$ , ----- = Isometrie



und haben deutlich ausgebildete Knochenkämme. Daraus ergibt sich die interessante Tatsache, daß sich in einer Reihe verschieden großer, verwandter Arten nicht die sich größenmäßig am nächsten stehenden Schädel zweier Arten besonders ähnlich sehen, sondern die größten Schädel der einen Art den größten Schädeln der nächstgrößeren Art. Einzelne Schädel, die dieser Beobachtung nicht entsprechen, zeichnen sich durch ein relativ besonders großes oder kleines Hirn aus.

Die Eintragung der Logarithmen der Einzelwerte in ein rechtwinkliges, doppelt logarithmisches Koordinatensystem (Abb. 24) und die Berechnung der Allometriekonstanten der Beziehung  $\sqrt[3]{\text{Hirnschädelkapazität}}$  zu Schädellänge für jede Art läßt diese Beobachtungen klarer hervortreten und gibt Einblicke in die Zusammenhänge. Während diese Allometriekonstante für die ♂♂ von *Mustela vison* mit der für die Baummarder<sup>1</sup> weitgehend übereinstimmt ( $a = 0,4438^2$ ,  $n = 92$  und  $a = 0,4413^3$ ,  $n = 38$ ), liegt der  $a$ -Wert für Mauswiesel-♂♂ höher ( $a = 0,6357^4$ ,  $n = 43$ ). Bei Steigerung der Gesamtgröße ist demnach bei Mauswiesel-♂♂ die Zunahme des Hirns relativ stärker als bei Nerz-♂♂ und Baummardern. Derartige Unterschiede in den Allometriekonstanten nahe verwandter Arten sind nicht ungewöhnlich. Röhrs (1959) stellte Größenreihen bei Caniden und Feliden auf und untersuchte die Beziehung  $\sqrt[3]{\text{Hirnschädelkapazität}}$  zu Basilarlänge. Für den Goldschakal, *Canis aureus*, errechnete er eine Allometriekonstante von  $a = 0,5568$ , für den Streifenschakal, *C. adustus*, von  $a = 0,255$ . Bei den Feliden erhielt er für *Felis ocreata*  $a = 0,54$ , für *F. serval*  $a = 0,33$  und für *F. lynx*  $a = 0,1861$ . Solche erheblichen Schwankungen der  $a$ -Werte im Wechsel mit weitgehenden Übereinstimmungen lassen bisher nur erkennen, daß sich das Hirn innerartlich stets negativ allo-

<sup>1</sup> Der starke Geschlechtsdimorphismus bei Nerzen und Mauswieseln macht zur Berechnung der Allometriekonstante eine Aufteilung der Geschlechter nötig (Bährens, 1959). Da mir nur eine geringe Anzahl weiblicher Schädel zur Verfügung stand, wurden bei Mauswiesel und Nerz nur die Allometriekonstanten der ♂♂ berechnet. Bei den Baummarder-Schädeln, die ich vermessen konnte, zeigten sich keine wesentlichen Größendifferenzen zwischen ♂♂ und ♀♀, so daß auf eine Trennung der Geschlechter verzichtet wurde, um die Berechnungen auf größeres Material stützen zu können.

<sup>2</sup>  $r = 0,687$ ;  $zw = 0,31$ .

<sup>3</sup>  $r = 0,763$ ;  $zw = 0,48$ .

<sup>4</sup>  $r = 0,758$ ;  $zw = 0,45$ .

metrisch verhält. Die Allometriekonstante der Beziehung  $\sqrt[3]{\text{Hirnschädelkapazität}}$  zu Schädellänge bei *Mustela-vison*-♂♂ stellt bisher einen Höchstwert dar. Auch beim Vergleich zwischen Arten zeigt das Hirn in den meisten Fällen negativ allometrisches Verhalten. Die  $a$ -Werte für die interspezifische Allometrie des Hirns liegen jedoch fast stets höher als diejenigen der intraspezifischen. Sogar die hohe innerartliche Allometriekonstante der Mauswiesel-♂♂ wird von der interspezifischen zwischen Mauswiesel- und Nerz-♂♂ noch übertroffen ( $a = 0,824$ ). Diese Tatsache weist darauf hin, daß die einzelnen intraspezifischen Allometrieggeraden voneinander abgesetzt sind und das Ausmaß des Größeneinflusses innerhalb von Arten ein anderes ist als zwischen Arten. Die graphische Darstellung (Abb. 24) macht solche sprunghaften Unterschiede in der Hirnschädelkapazität zwischen den hier untersuchten Arten deutlich. Die kleinsten Baumarder besitzen eine bedeutend größere Hirnkapazität als gleich große amerikanische Nerze.

Sprunghafte Unterschiede zwischen den Hirngrößen verschiedener Arten konnten schon in einer Reihe von Arbeiten aufgezeigt werden (s. Röhrs, 1959). Auch die intraspezifischen Allometrieggeraden anderer bisher untersuchter Größenbeziehungen sind häufig von Art zu Art — es müssen aber nicht immer Arten sein — gegeneinander versetzt. Meunier nannte diese Erscheinung Transposition (Herre, 1956; Meunier, 1959 a, 1959 b). Zwar ist eine gewisse Regelhaftigkeit zu erkennen, ein Gesetz läßt sich aber dafür nicht formulieren (Röhrs, 1959). Die verschiedenen Möglichkeiten, die sprunghaften Unterschiede in der Hirngröße nahe verwandter Arten zu erklären, sind von Röhrs (1959) eingehend diskutiert worden. Für die Wildarten besitzt nach seiner Auffassung folgende Deutung die größte Wahrscheinlichkeit: „Die natürliche Selektion läßt innerhalb einer Art die Ausweitung über einen bestimmten Größenbereich mit der vorhandenen intraspezifischen Allometrie des Gehirns nicht zu. Aus unbekannten Gründen — vielleicht spielt die Konstanz der Neuronenzahl eine Rolle — kann sich die intraspezifische Allometrie nur schwer ändern. Funktionell genügt die intraspezifische Allometrie innerhalb des vorhandenen Artgrößenbereichs den Anforderungen. Stellt man sich vor, daß aus einer kleinen Canidenart die nächstgrößere entstanden ist, dann hätte eine sprunghafte Vergrößerung des Gehirns stattgefunden. Diese sprunghafte Vergrößerung kann nur durch Veränderung des ontogenetischen Wachs-

tums entstanden sein. Die intraspezifische Allometrie einer kleinen Art scheint nicht auszureichen, um den funktionellen Anforderungen der nun größeren Art gerecht zu werden. Es erfolgt eine Umkonstruktion, um der nun großen Art die gleichen Selektionsvorteile zu bieten wie der kleineren ... Die Beantwortung der Frage, ob die intraspezifische Allometrie für den jeweiligen Artgrößenbereich eine optimale funktionelle Adaptation darstellt und die sprunghaften Hirngrößenunterschiede wiederum für unterschiedlich große Arten ideale Anpassungen sind, ist schwer zu beantworten. Sowohl Zwangsläufigkeit als auch funktionelle Adaptation der Allometrien scheinen von Bedeutung zu sein.“

Auch Meunier (1959 b) befaßt sich in seiner neuesten Arbeit eingehend mit diesem „Transpositionsproblem“. Er ist gleichfalls der Ansicht, daß die innerartlichen Allometrien nur für einen begrenzten Größenbereich den Anforderungen genügen und daß starke Größenveränderungen über diesen Bereich hinaus zu Gestaltverzerrungen führen, welche die Lebensfähigkeit des Organismus gefährden. Ein ausgleichender „Sprung“ der innerartlichen Allometrie auf eine neue Ebene verhindert eine solche bedrohliche Gestaltverzerrung. Die „kompensierenden Transpositionen“ können als adaptiv angesehen werden. Der Auffassung von Dinnendahl und Kramer (1957), daß Allometrien grundsätzlich adaptiv sind, hält Meunier entgegen, daß dann der Gegensatz zwischen intra- und interspezifischen Allometrien unverständlich ist und man dann erwarten muß, „daß die Individuen, an denen doch allein die Selektion angreifen kann, sich nach der zwischenartlichen Größenbeziehung ordnen“.

Zu diesen Überlegungen noch zwei Beispiele, die zur weiteren Klärung dieser Fragen beitragen. Das Hirnvolumen nimmt innerhalb einer Art von den kleinen Individuen zu den großen im Verhältnis zur Schädel- und Körpergröße nur sehr wenig zu. Diese intraspezifische Allometrie scheint relativ starr zu sein. Vergleicht man unterschiedlich große verwandte Arten miteinander, dann besitzen die großen, bezogen auf die Körpergröße, ebenfalls ein relativ kleineres Hirn als die kleinen Arten. Nun zeigen aber sowohl bei den Feliden als auch bei den Musteliden die kleinsten Arten besonders hohe

Allometriekonstanten für die  $\sqrt[3]{\text{Hirnschädelkapazität}}$  in Abhängigkeit von der Schädelgröße: *Felis ocreata*  $a = 0,54$  (Röhrs, 1959), *Mustela nivalis*  $a = 0,6357$ . Obwohl sie ein relativ großes Hirn be-

sitzen, nimmt es bei ihnen von den kleinsten Individuen zu den größten in stärkerem Maße zu als innerhalb der großen Arten mit ihrem verhältnismäßig kleinen Hirn. Es wäre zu erwarten gewesen, daß die Änderungen im Verhältnis der Hirngröße zur Schädellänge von kleinen zu großen Individuen dieser relativ sehr kleinen Arten einer Verwandtschaftsgruppe ähnlich sind wie innerhalb der großen Arten. Eine niedere Allometriekonstante hätte nicht überrascht. Es ist jedoch das Gegenteil der Fall. Trotz des relativ hohen Hirnvolumens der großen Mauswiesel ist der Größenbereich offensichtlich nicht erweitert. Ähnlich problematisch ist ein Befund bei Caniden (Röhrs, 1959). Von den beiden fast gleich großen Schakalarten *Canis aureus* und *C. adustus* zeigt der erste nach den Daten von Röhrs einen beträchtlich stärkeren Anstieg der Allometriegeraden ( $a = 0,5568$ ,  $a = 0,255$ ). Ist anzunehmen, daß bei zwei so nahe verwandten Arten für die jeweils großen Individuen die funktionellen Anforderungen an die Hirngröße derartig anders sind?

Nach diesen Befunden ist es nicht wahrscheinlich, daß die intra-spezifische Allometrie des Hirns durch funktionelle Adaptation entscheidend bestimmt wird. Eine Erweiterung über den jetzigen Größenbereich hinaus wäre bei *M. nivalis*, *Felis ocreata* und *Canis aureus* ohne notwendige Änderung der jeweiligen innerartlichen

Allometrie für die Beziehung  $\frac{1}{3} \frac{\text{Hirnschädelkapazität}}{\text{Schädel-}} \frac{1}{\text{länge}}$  durchaus denkbar. Diese Möglichkeit ist aber nicht realisiert. Zur Klärung dieses Problems müssen daher eingehende anatomische Untersuchungen am Hirn zu Rate gezogen werden.

Zum Schluß dieses Abschnittes ist noch die Frage zu stellen, ob zwischen Unterarten ebenfalls „sprunghafte“ Unterschiede in der Hirngröße nachgewiesen werden können. Leider standen mir nur von den Unterarten *Mustela vison lacustris* und *M. v. letifera* eine ausreichende Anzahl von Schädeln zur Verfügung, die es erlauben würde, signifikante Allometriegeraden zu berechnen. Es mußte jedoch darauf verzichtet werden, da sich die Schädel von *lacustris* und *letifera* so wenig voneinander unterscheiden, daß es nicht gerechtfertigt erscheint, eine Aufteilung in zwei Unterarten beizubehalten (s. Kapitel III, 4). Die Darstellung von Einzelwerten (Abb. 6) läßt aber erkennen, daß sich die Hirnschädelkapazitäten der Unterart *M. v. mink* von denjenigen anderer Subspezies unterscheiden. Es ist anzunehmen, daß die auf der Grundlage eines größeren Materials berechnete Allometriegerade für die Hirnschädelkapazität in



Abhängigkeit von der Schädelgröße in deutlicher Stufe von derjenigen anderer Unterarten abgesetzt ist. Auch für *M. v. vison* dürfte eine eigene Allometrie gerade vorliegen. Hier ist ein größerer Unterschied in der Steigung wahrscheinlich. Vor einer endgültigen Aussage ist noch weiteres Material allometrisch und anatomisch zu untersuchen.

#### b) Hirnkapsellänge — Hirnkapselbreite

Die Berechnung der Allometrie konstanten für das Verhältnis Hirnkapsellänge zu Schädelgröße und die graphische Darstellung (Abb. 25) zeigen bemerkenswerte Übereinstimmung zwischen *Mustela nivalis* ( $\sigma\sigma$   $a = 0,7675$ )<sup>1</sup>, *Mustela vison* ( $\sigma\sigma$   $a = 0,7667$ )<sup>2</sup> und *Martes martes* ( $a = 0,7265$ )<sup>3</sup>. Die innerartlichen Allometrie geraden dieser drei Arten sind auch bei diesem Maß gegeneinander versetzt, jedoch sind die sprunghaften Unterschiede nur so gering, daß sie

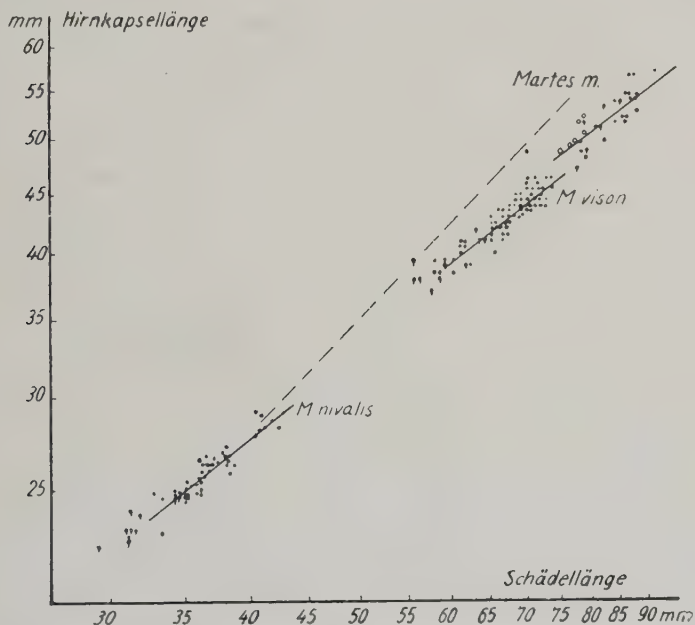


Abb. 25. Hirnkapsellänge in Beziehung zur Schädelgröße. Doppelt logarithmische Auftragung und berechnete Allometrie geraden.

*Mustela-nivalis*- $\sigma\sigma$   $a = 0,7675$ , *M.-vison*- $\sigma\sigma$   $a = 0,7667$ , *Martes m.*  $a = 0,7265$

<sup>1</sup>  $r = 0,926$ ;  $zw = 0,45$ .

<sup>2</sup>  $r = 0,848$ ;  $zw = 0,31$ .

<sup>3</sup>  $r = 0,827$ ;  $zw = 0,48$ .



auch durch die stets zu berücksichtigenden Toleranzen in der Messung und Berechnung entstanden sein können. Dadurch wird scheinbar die Annahme von Rensch (1954) gestützt, daß die Proportionen des Marders schon in den Wachstumsgradienten des Mauswiesels enthalten sind. Eine weitgehende Übereinstimmung der intra- und interspezifischen Allometrie konnte jedoch nur für die Hirnkapsellänge gefunden werden. In allen anderen untersuchten Maßen unterscheiden sich Mauswiesel und Marder eindeutig durch jeweils arteigene Allometriergeraden. Daraus ist abzulesen, daß auch wesentliche, von der innerartlichen Allometrie unabhängige Unterschiede vorliegen, die als echte evolutive Wandlungen zu deuten sind (Bährens, 1959).

Übereinstimmungen der intra- und interspezifischen Allometrien können in anderen Säugergruppen für andere Maße kennzeichnend sein. Röhrs (1959) fand bei vier Felidenarten für die Schnauzenlänge in Abhängigkeit von der Schädelgröße eine durchgehende Allometriergerade mit der Konstanten  $a = 1,3$ . In weiteren Maßen zeigen auch diese Feliden arteigene Allometrien.

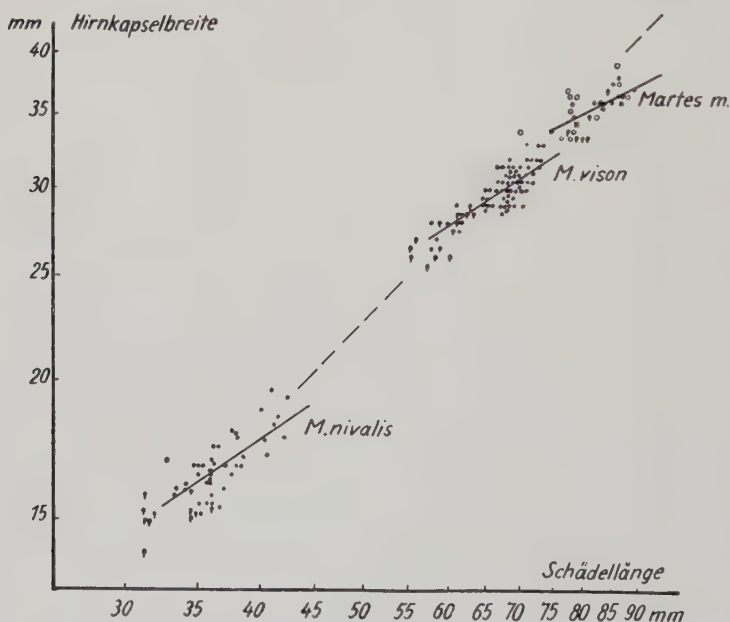


Abb. 26. Hirnkapselbreite in Beziehung zur Schädelgröße. Doppelt logarithmische Auftragung. *Mustela nivalis*-♂♂  $a = 0,6726$ , *M. vison*-♂♂  $a = 0,6482$ , *Martes martes*  $a = 0,4886$

Dieses trifft auch auf die Hirnkapselbreite der Musteliden zu (Abb. 26). Während diese Allometriekonstanten zwischen Mauswiesel und amerikanischem Nerz kaum differieren (*M.-nivalis*-♂♂  $a = 0,6726^1$ , *M.-vison*-♂♂  $a = 0,6482^2$ ), wurde für *Martes martes* nur ein Wert von  $a = 0,4886^3$  errechnet. Nach meinem Material kann ausgesagt werden, daß bei Baummardern von kleinen zu großen Individuen die Streckung des Hirns noch größer ist als bei Schädeln von Nerz- und Wiesel-♂♂, während die Abflachung der Hirnkapsel geringer bleibt. Große Baummarderschädel wirken in der Tat hoch und schlank. Verglichen mit Mauswieselschädeln sind sie im Durchschnitt jedoch nicht besonders schmal. Das wird deutlich, wenn man vom Mittelwert der Schädellängen und der Hirnkapselbreiten der Mauswiesel-♂♂ eine Allometriererade mit dem Wert  $a = 1$  (Isometrie) in den Bereich der Baummardergrößen extrapoliert. Die Hirnkapselbreite von *Mustela-vison*-♂♂ entspricht weitgehend derjenigen von *M.-nivalis*-♂♂, die von *Martes martes* ist im Verhältnis zur Schädellänge nur wenig geringer. Das gleiche Verfahren, bei der Hirnkapsellänge angewandt, zeigt dagegen, daß *Mustela-vison*-♂♂ und *Martes martes* eine im Verhältnis zu ihrer Schädellänge kürzere Hirnkapsel besitzen als *Mustela-nivalis*-♂♂.

### c) Gebißlänge — Gebißbreite

Für die innerartliche Allometriekonstante der Beziehung Gebißlänge zu Schädellänge wurde bei *Mustela-nivalis*-♂♂ ein Wert von  $a = 0,9252^4$ , bei *M.-vison*-♂♂ von  $a = 0,9871^5$  und bei *Martes martes* von  $a = 1,1014^6$  errechnet (Abb. 27). Während die Gebißlänge innerhalb der amerikanischen Nerz-♂♂ annähernd im gleichen Verhältnis zunimmt wie die Schädellänge, bleibt sie innerhalb der Mauswiesel-♂♂ etwas zurück und nimmt relativ etwas zu beim Baummarder. Die bereits für *M. vison* festgestellten Proportionsverschiebungen zwischen dem Bereich der Zahnreihen und dem darüber liegenden Teil des Gesichtsschädels sind, nach den Allometriekonstanten zu urteilen, bei *M. nivalis* noch etwas stärker ausgeprägt, bei *Martes martes* dürften sie jedoch fehlen. Vergleicht man

<sup>1</sup>  $r = 0,698$ ;  $zw = 0,45$ .

<sup>2</sup>  $r = 0,734$ ;  $zw = 0,31$ .

<sup>3</sup>  $r = 0,661$ ;  $zw = 0,48$ .

<sup>4</sup>  $r = 0,910$ ;  $zw = 0,45$ .

<sup>5</sup>  $r = 0,896$ ;  $zw = 0,31$ .

<sup>6</sup>  $r = 0,892$ ;  $zw = 0,48$ .

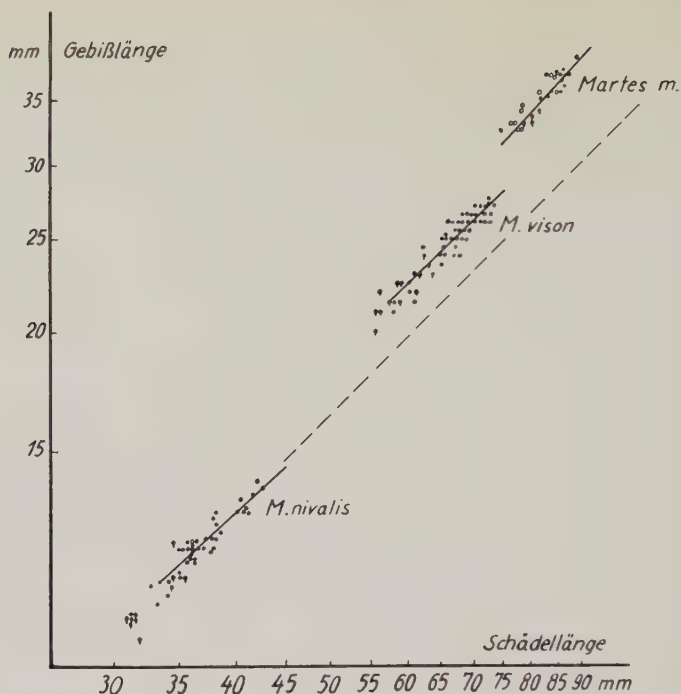


Abb. 27. Gebißlänge in Beziehung zur Schädellänge. Doppelt logarithmische Auftragung und berechnete Allometriegerade.

*Mustela-nivalis*-♂♂  $a = 0,9252$ , *M. vison*-♂♂  $a = 0,9871$ , *Martes martes*  $a = 0,1014$ ,  
 ----- Isometrie

die Lage der Allometriegerade im Koordinatensystem, lassen sich trotz der starken Steigungen deutliche Stufen erkennen. Auffällig ist, daß die Gebißlänge bisher das erste Maß ist, welches nicht nur eine absolute, sondern auch eine relative Vergrößerung von der kleinen zu den größeren Arten erfährt. Die interspezifische Allometrie ist jeweils stark positiv. Bemerkenswert ist weiterhin, daß diese relative Verlängerung des Gebisses auch zwischen *M. nivalis* und *M. vison* erfolgt und nicht nur nach *Martes martes* hin, wo es vorauszusehen ist, da Marder noch den ersten Praemolaren besitzen.

Ob ähnliche Beziehungen auch zwischen Unterarten bestehen, ist ohne Berechnung der Allometriegerade für jede Unterart nicht eindeutig zu klären. In der graphischen Darstellung (Abb. 14) sind zwischen den kleinsten und größten Unterarten von *Mustela vison* keine wesentlichen Unterschiede in der Länge der postcaninen Zahnreihe zu erkennen. Mit einiger Sicherheit kann nur geschlossen

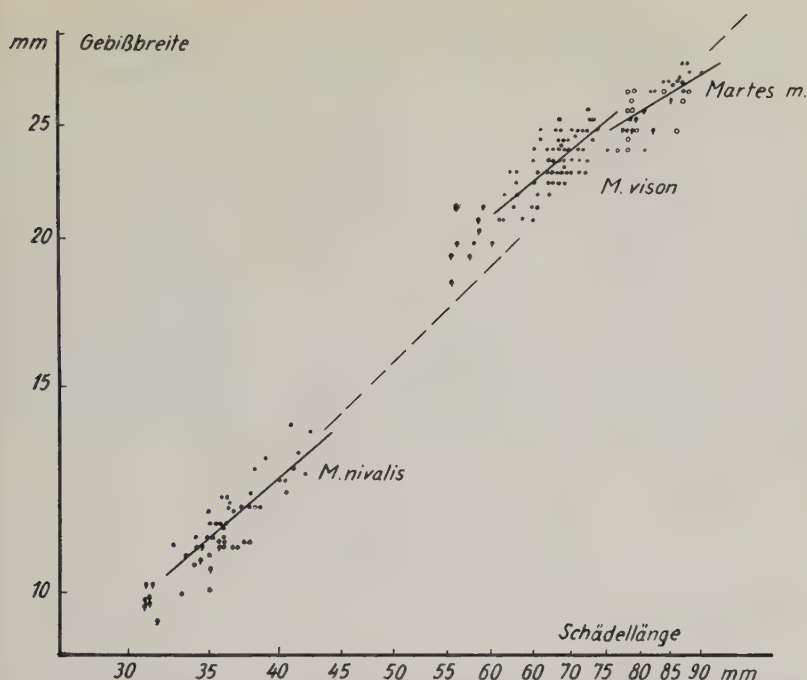


Abb. 28. Gebißbreite in Beziehung zur Schädellänge. Doppelt logarithmische Auftragung und berechnete Allometriegerade.

*Mustela-nivalis*-♂♂  $a = 0,9095$ , *M.-vison*-♂♂  $a = 0,8632$ , *Martes martes*  $a = 0,6221$ ,  
 ----- = Isometrie

werden, daß die auffallende Zahngröße von *M. v. evagor* auch in einer eigenen Allometriegerade zum Ausdruck kommen dürfte.

Das gleiche kann für die Gebißbreite angenommen werden (Abb. 15). Die Allometriegerade dieses Maßes liegt für *Mustela-vison*-♂♂ relativ hoch (Abb. 28). Während *M.-nivalis*-♂♂ und *Martes martes* im Verhältnis zur Schädellänge im Durchschnitt gleichen Abstand der Molaren besitzen, ist er bei *M.-vison*-♂♂ größer. Es ist daher keine Täuschung, daß das Mardergebiss schlanker erscheint als das des amerikanischen Nerzes.

Für die Allometriekonstanten der drei Arten wurden recht unterschiedliche Werte errechnet: *M.-nivalis*-♂♂  $a = 0,9095^1$ , *M.-vison*-♂♂  $a = 0,8632^2$ , *Martes martes*  $a = 0,6221^3$ . Bei allen nimmt von

<sup>1</sup>  $r = 0,799$ ;  $zw = 0,45$ .

<sup>2</sup>  $r = 0,741$ ;  $zw = 0,31$ .

<sup>3</sup>  $r = 0,657$ ;  $zw = 0,48$ .

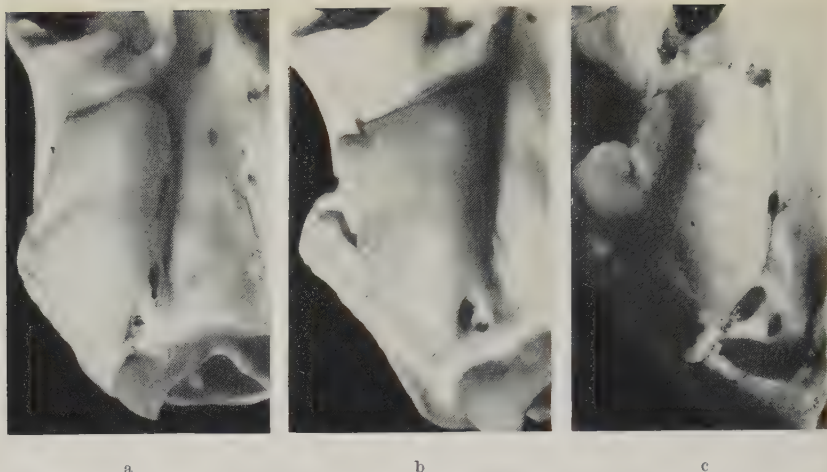


Abb. 29. Bulla von a) *Mustela nivalis*, b) *Mustela vison* und c) *Martes martes*.  
(Auf etwa gleiche Länge gebracht)

kleinen zu großen Individuen die Gebißbreite relativ weniger zu als die Schädelänge<sup>1</sup>. Das ist erneut die mathematische Bestätigung der Beobachtung, daß große Schädel einer Art — von gewissen artlichen Abwandlungen abgesehen — im allgemeinen relativ schlanker sind als kleine.

#### d) Länge der Bulla tympanica

Jede der drei hier untersuchten Arten zeichnet sich durch eine besondere Form der Bulla aus (Abb. 29). Langgestreckt und oval ist sie bei *M. nivalis*, ungefähr dreieckig bei *M. vison* und viel stärker aufgeblasen bei *Martes martes*. Auch die Größenverhältnisse zum Schädel sind unterschiedlich. Beträchtliche Form- und Größenunterschiede selbst nahe verwandter Arten sind auch von anderen Säugergruppen bekannt (Kampen, 1906; Weber, 1927; Zavattari sowie Vau, 1939; Herre, 1953). Über die Funktion der Bulla tympanica liegen bis heute noch keine Untersuchungsergebnisse vor, die allgemeingültige Aussagen ermöglichen. Eine große Bedeutung im Rahmen der Schalleitung wird der Bulla mehrfach abgesprochen (Holz, 1931; Mitt. von Starck, 1958). Herre (1953) konnte an Schädeln von wilden Guanacos zeigen, daß deren Bullae

<sup>1</sup> Die niedrige Allometriekonstante der Marder erhöht sich möglicherweise noch etwas bei größerem Material, da die Einzelwerte ziemlich stark streuen.



schon sehr frühzeitig in wesentlichen Teilen die Entwicklung beendigen und daher „eine postnatale Beeinflussungsmöglichkeit von Größe und Form gering ist“. Er kommt weiterhin zu dem Ergebnis, daß die Paukenblasen der südamerikanischen Tylopoden „als Widerlager des Unterkiefers und zur Verankerung des Zungenbeines eine wichtige Aufgabe haben“.

Im Rahmen dieser Arbeit kann zu den Fragen über die Aufgabe der Bullae kein Beitrag geleistet werden. Es dürfte jedoch von Interesse sein, die intra- und interspezifischen Allometrien der Bullaelängen einmal zu untersuchen. Dieses ist das einzige Maß, welches bei der unregelmäßigen Form der Bullae zahlenmäßig ohne große Fehler erfaßt werden kann. Da aber der Rauminhalt und die unterschiedlichen Kammerungen nicht berücksichtigt werden können, läßt sich der gesamte Formenwandel der Bullae allometrisch nur mangelhaft analysieren.

Die intraspezifische Allometriekonstante für die Beziehung Bullalänge zu Schädellänge ändert sich von *M. nivalis* ( $\sigma\sigma$   $a = 0,9229$ )<sup>1</sup> zu *M. vison* ( $\sigma\sigma$   $a = 0,7535$ )<sup>2</sup> und *Martes martes* ( $a = 0,4522$ )<sup>3</sup> er-

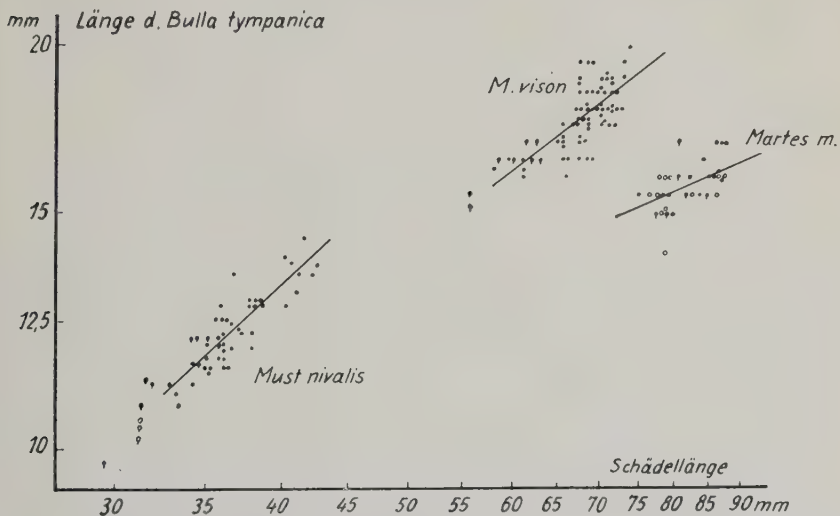


Abb. 30. Länge der Bulla tympanica in Beziehung zur Schädellänge. Doppelt logarithmische Auftragung und berechnete Allometriergeraden.

*Mustela-nivalis*- $\sigma\sigma$   $a = 0,9229$ , *M. vison*- $\sigma\sigma$   $a = 0,7535$ , *Martes martes*  $a = 0,4522$

<sup>1</sup>  $r = 0,880$ ;  $zw = 0,45$ .

<sup>2</sup>  $r = 0,680$ ;  $zw = 0,31$ .

<sup>3</sup>  $r = 0,695$ ;  $zw = 0,48$ .

heblich (Abb. 30). Die Länge der Bulla bleibt bei steigender Gesamtgröße im Verhältnis zur Schädellänge bei *M.-nivalis*-♂♂ nur wenig zurück, bei *M.-vison*-♂♂ schon stärker und innerhalb *Martes martes* — dem vorliegenden Material nach zu urteilen — beträchtlich. Unterschiede in der Länge der Bullae wurden auch zwischen den Unterarten *M. vison vison* und *M. v. lowii* festgestellt. Die vorhandenen Werte lassen eine eigene Allometriererade für jede dieser Unterarten vermuten.

Die interspezifische Allometrie zwischen *M.-nivalis*-♂♂ und *Martes martes* weist eine besonders niedrige Allometriekonstante auf ( $a = 0,3$ ). Die Paukenhöhle von *Martes martes* ist im Verhältnis zu der von *M. nivalis* sehr kurz. Ihre Länge ist im Durchschnitt auch absolut geringer als die von *M. vison*. Dafür wirkt sie stärker aufgeblasen. Sogar zwischen *M. vison* und *M. lutreola*, die in Lebensweise und Körperbau weitgehend übereinstimmen, wurden wesentliche Unterschiede in der Aufwölbung und Länge der Bullae bereits festgestellt und als ein sicheres Unterscheidungsmerkmal genannt (Kapitel IV, 2). Diese Tatsache macht es unwahrscheinlich, daß den Bullae tympanicae eine große Bedeutung im Rahmen der Schalleitung zukommt, und sie erschwert auch andere Deutungen der Funktion dieses Schädelteiles. Weitere Untersuchungen sind daher von großem Interesse.

#### 4. Zusammenfassende Erörterungen

Die vergleichenden Studien an Schädeln von *Mustela nivalis*, *Mustela vison* und *Martes martes* unter Zuhilfenahme allometrischer Methoden lassen erkennen, daß bei Mauswiesel-♂♂ und bei Baumardern von kleinen zu großen Individuen am Schädel prinzipiell ähnliche Proportionsverschiebungen erfolgen wie bei *M.-vison*-♂♂. Aber es zeigen sich von Art zu Art auch einige deutliche Unterschiede in diesem größenbedingten innerartlichen Formenwandel. *M.-nivalis*-♂♂ zeichnen sich durch eine besonders hohe Allometrie-<sup>3</sup>konstante für die Beziehung } Hirnschädelkapazität zu Schädel-  
länge aus. Das Hirn der Mauswiesel-♂♂ nimmt also bei steigender Gesamtgröße verhältnismäßig stärker zu als bei Nerz-♂♂ oder bei Mardern. Von kleinen zu großen Baumarderschädeln ist die Zunahme der Hirnkapselbreite und der Gebißbreite relativ gering. Dieses macht sich in einer im Verhältnis zu Mauswiesel- und Nerz-♂♂ stärkeren Schädelstreckung und geringeren Abflachung bemerk-

bar. Für die Bullaelängen wurden sehr unterschiedliche Allometriekonstanten ermittelt. Diese sind aber hier nur bedingt vergleichbar, da auch erhebliche Form- und Größenunterschiede zwischen den Bullae der einzelnen Arten bestehen.

Beim Vergleich der Allometriegeraden von Mauswiesel, amerikanischem Nerz und Baummarder zeigt sich, daß in fast allen untersuchten Schädelmaßen jede Art eine eigene Allometriegerade besitzt, die in einer deutlichen Stufe von derjenigen der anderen Art abgesetzt ist. Die intraspezifischen Allometrien unterscheiden sich also meistens beträchtlich von den interspezifischen. Dieses bedeutet, daß der Größeneinfluß innerhalb von Arten von anderem Ausmaß ist als zwischen Arten, worauf insbesondere von Röhrs und Meunier aufmerksam gemacht wurde. Beide Autoren versuchen die sprunghaften Unterschiede damit zu erklären, daß die innerartlichen Allometrien nur für einen begrenzten Größenbereich den Anforderungen genügen und daß bei starken Größenänderungen eine Umkonstruktion (des Organs) erfolgen muß, welche in einer Allometriegeraden auf neuer Ebene zum Ausdruck kommt. Daß die durch Allometrien ausgedrückten Proportionierungen grundsätzlich adaptiv sind, wird von Meunier jedoch verneint. Für diese Auffassung sprechen auch Befunde an Musteliden- und Canidenhirnen. Eine allgemein befriedigende Deutung der „sprunghaften“ Unterschiede wird besonders dadurch erschwert, daß solche auch zwischen den Allometriegeraden der Geschlechter beim amerikanischen Nerz auftreten. Eine eingehende Darstellung hierüber erfolgt im letzten Kapitel.

Zwischen Mauswiesel-, amerikanischen Nerz- und Baummarderschädeln bestehen Unterschiede also vor allem darin, daß über die durch innerartlichen Größeneinfluß bedingten Proportionsverschiebungen hinaus Umkonstruktionen am Schädel von Art zu Art erfolgt sind. Unter den untersuchten Maßen bestehen die stärksten Differenzen zwischen intra- und interspezifischen Allometrien in der Länge der Bullae und in der Größe der Hirnschädelkapazität. Die Hirnzunahme ist von kleinen zu großen Individuen einer Art im Verhältnis zur Größensteigerung des Schädels wesentlich geringer als von der kleineren zur größeren Art. Aber auch im interspezifischen Bereich liegt die Allometriekonstante für die Beziehung

<sup>3</sup>  
 $\sqrt{\text{Hirnschädelkapazität}}$  zu Schädellänge unter 1. Baummarder besitzen also im Verhältnis zu ihrer Schädelgröße im Durchschnitt

ein kleineres Hirn als Mauswiesel. Ähnliches gilt auch für die Hirnkapsellänge, Hirnkapselbreite und Bullalänge. Anders verhält sich dagegen das Gebiß. Baumarder haben im Verhältnis zur Schädellänge gleiche Gebißbreite wie Mauswiesel. Bei *Mustela vison* ist das Gebiß etwas breiter. Die Gebißlänge nimmt als einziges Maß von der kleinen zur großen Art beträchtlich zu.

Eine relativ weitgehende Übereinstimmung der intra- und interspezifischen Allometrie konnte nur für die Hirnkapsellänge gefunden werden. Die Unterschiede zwischen den Arten in den anderen Merkmalen sind als echte evolutive Wandlungen zu deuten.

Auf Grund der Problemstellung dieser Arbeit ist nun die Frage zu stellen, ob — nach den vorliegenden Befunden zu urteilen — Unterschiede zwischen dem innerartlichen und dem zwischenartlichen Formenwandel bestehen. Die Untersuchungen machten deutlich, daß bei einer Reihe von Unterarten des nordamerikanischen Nerzes für bestimmte Schädelmaße in Abhängigkeit von der Schädellänge eigene Allometriegesetze zu erwarten sind

(<sup>3</sup>/Hirnschädelkapazität von *M. v. vison* und *mink*, Gebißlänge und -breite von *M. v. evagor* usw.). Das bedeutet ähnlich sprunghafte Unterschiede zwischen den Allometriegesetzen der Unterarten wie zwischen denen der Arten. Meunier (1951) fand eine solche innerartliche „Transposition“ für Heringsmöve — Silbermöve. Die meisten Unterschiede zwischen den Unterarten von *Mustela vison* bestehen darin, daß die Zähne größer oder kleiner sind, die Postorbitaleinschnürung geringer oder stärker, die Hirnkapsel breiter oder schlanker ist und ähnliches. Solche Unterschiede liegen auch zwischen den Arten vor. Einige sind jedoch hier von solchem Ausmaß, daß sich die Variationsbreiten nicht mehr überschneiden (z. B. Gebißlänge von *M. vison* und *lutreola*). Hinzu kommen noch andere Besonderheiten. *M. lutreola* besitzt anders geformte Bullae als *M. vison*, und die Molaren sind erheblich kleiner. Betrachtet man aber eine größere Anzahl von europäischen und amerikanischen Nerzschädeln, so findet man hin und wieder *M.-vison*-Gebisse mit relativ kleinen und *M.-lutreola*-Gebisse mit relativ großen Molaren, so daß sie sich in diesem Merkmal kaum mehr unterscheiden. Eine Annäherung der Variationsbreite der Bullaformen jeder Art erfolgt jedoch nicht in diesem Maße. Es konnte aber gezeigt werden, daß die Innenkante der Bulla bei einigen Schädeln von *M. vison* steiler, bei anderen flacher ist und daß die Bullae in ihrer Länge und Auf-



wölbung von Unterart zu Unterart verschieden sein können (*M. v. lowii* — *M. v. vison*). Auch die besonders gestreckte Schädelform der europäischen Nerze ist bei einer Unterart des amerikanischen Nerzes zu finden, wenn auch in geringerem Ausmaß (*M. v. lutensis*).

Nach diesen Vergleichen kann ausgesagt werden, daß zwischen den Schädeln zweier Arten der Gattung *Mustela* (z. B. amerikanischer und europäischer Nerz) keine grundsätzlich anderen Unterschiede bestehen als zwischen den Schädeln verschiedener Unterarten von *Mustela vison*. Nur das Ausmaß dieser Unterschiede ist zwischen den Arten zum Teil erheblich größer als zwischen den Unterarten. Ob die Differenzierung in geographische Rassen ein fortschreitender Prozeß ist, so daß die Unterschiede beispielsweise zwischen den Schädeln der Unterarten schließlich einen Umfang erreichen wie zwischen Arten, ist auch aus den vorliegenden Untersuchungen nicht zu entnehmen. Bei *M. v. evagor* spricht aber manches dafür. In weiteren Arbeiten ist also der Frage besondere Bedeutung zuzumessen, ob den verschiedenen Formenabwandlungen innerhalb einer Art, die zur Unterscheidung von geographischen Rassen führen, Grenzen gesetzt sind oder nicht.

## V. Wandlungen des Schädels in der Domestikation

Die bisher untersuchte Formenbildung bei Wildtieren steht unter dem Einfluß natürlicher Auslese. Um zu prüfen, welche Auswirkungen starke Eingriffe in die Selektionsbedingungen auf den Formenwandel haben, ob die Veränderungen Unterartverschiedenheiten oder Artunterschieden gleichzusetzen sind, bietet sich das Studium der Domestikation an.

Der Nerz wird seit 1913 in Farmen gezüchtet, er befindet sich auf einer Frühstufe der Domestikation. Die Untersuchung von Farmnerzschädeln muß daher für unser Problem förderlich sein.

### 1. Der Farmnerz

Schon seit jeher besaß der Nerz, insbesondere der nordamerikanische (*M. vison*), wegen seines sehr dichten, seidigen und überaus haltbaren Fells hohen wirtschaftlichen Wert. Mit dem aufkommen den Wohlstand im vergangenen Jahrhundert stieg die Nachfrage nach Pelzen, und schon um 1850 war die europäische Art (*M. lutreola*) in Mitteleuropa weitgehend ausgerottet. Dem nordamerikani-



sehen Nerz boten selbst die riesigen Waldgebiete Kanadas bald nicht mehr genügend Schutz vor der Verfolgung durch Pelzjäger, und auch seine Bestände schrumpften immer mehr zusammen. Nachdem man seit den neunziger Jahren des vergangenen Jahrhunderts gute Erfahrungen mit der Zucht von Füchsen gemacht hatte und Silberfuchsfelle zu einem begehrten Artikel geworden waren, begann man um 1913 in Kanada auch den nordamerikanischen Nerz zu züchten (Keller, 1958). Da die Fellqualitäten der einzelnen Unterarten sehr unterschiedlich sind, wurden zunächst diejenigen ausgewählt, deren Fell am höchsten zu bewerten ist: Nerze aus dem ostkanadischen Raum von Labrador bis Neu-Schottland. Diese zu den Unterarten *M. vison lowii* und *M. v. vison* gehörenden Tiere, in Züchtereisen und in der Pelzindustrie als „northeastern“ und „eastern minks“ bekannt, zeichnen sich durch fast blauschwarze, sehr rauche und überaus seidige Felle aus. Leider sind sie klein, und daher zogen manche es vor, mit den großen, mehr braunschwarzen und etwas grobhaarigen Yukon-Nerzen (*ingens*) zu züchten. Zum Teil wurden auch Nerze aus anderen Gebieten zur Zucht verwendet, jedoch konnten nur wenige mit den oben genannten konkurrieren, und die meisten verschwanden wieder aus den Nerzfarmen. Mit Beginn der zwanziger Jahre erlebte die Nerzzucht einen großen Aufschwung, und es dauerte nicht lange, bis Mutationen auftraten, welche die Fellfarben änderten. Die ersten Meldungen über ihr Erscheinen liegen von 1929 aus Kanada vor. Zuchtversuche mit Mutationsnerzen begannen aber erst 1931. Derartige Farbmutanten bedeuteten beim Nerz nichts absolut Neues, da schon seit langem unter den Hunderttausenden von Wildnerzfellen, die jährlich auf den Markt kamen, immer wieder Einzelstücke durch besondere Farben aufgefallen waren (Kulbach in Keller, 1958, entgegen Nachtsheim, 1948). Die Zahl der bis heute in Farmen aufgetretenen Farbmutationen des Nerzes ist nur schwer zu ermitteln. Kulbach (in Keller, 1958) führt 10 dominante und 11 rezessive auf, die mehr oder weniger große wirtschaftliche Bedeutung besitzen. Eine Reihe dieser neuen Farben sind den auf Grund von Mutationen entstandenen Fellfarben bei anderen Säugergruppen sehr ähnlich. Neben völliger Pigmentlosigkeit kommt Silberung vor (Rauhreifnerz), vergleichbar dem Silberfuchs, teilweise Scheckung (Royal Silber), dunkle Kreuzzeichnung (Cohinoor) wie beim Kreuzfuchs, Pastellfarbe wie bei Ratten und Mäusen und erheblicher Kontrast zwischen Unterwolle und Grannenhaaren (z. B. Aleuten-Nerz). Darüber hinaus ist bereits

eine Fülle der verschiedensten Kombinationen bekannt, bei denen bisher nur in wenigen Fällen die komplizierte genetische Analyse durchgeführt werden konnte.

Mit einer ganzen Reihe von Farbbesonderheiten des Fellkleides sind mutative Änderungen gekoppelt, welche andere Teile des Körpers betreffen und die Lebenstüchtigkeit dieser Tiere stark herabsetzen können. Außer Nervenstörungen, Bluterkrankheit und ähnlichen Konstitutionsmängeln wurden Sterilität und Gehörlosigkeit beobachtet. Es erhebt sich daher die Frage, ob und in welchem Maße auch die Schädel in den rund 45 Jahren der Domestikation des Nerzes sichtbare Veränderungen erfahren haben.

Von vielen Wandlungen im Hausstand ist bekannt, daß sie nicht an eine bestimmte Tierart oder Gattung gebunden sind. Sehr frühzeitig stellen sich meist Größenänderungen ein, die mit Verzweigung

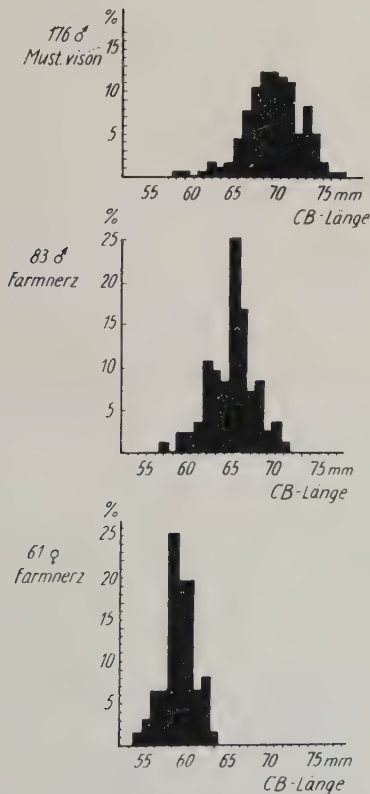


Abb. 31. Variationsbreite und Größenverteilung der CB-Länge von Wildnerz-♂♂ (*Mustela vison*) und Farmnerz

beginnen. Erst in einem späteren Domestikationsstadium kann auch Riesenwuchs auftreten (Herre, 1958). Beim Farmnerz ist eine Aussage darüber schwierig, weil die Unterarten von *M. vison* starke Größenunterschiede zeigen (Abb. 3) und die Staminzuchten unserer heutigen Farmnerze als Kreuzungen von Wildtieren mehrerer Unterarten angesehen werden müssen. Daher ist aus der graphischen Darstellung (Abb. 31) nur zu ersehen, in welchem Größenverhältnis Farmnerz- und Wildnerz-♂♂ insgesamt zueinander stehen, und es darf aus den Unterschieden nicht auf eine Größenminderung geschlossen werden. Eine ausgesprochene Verzwegung ist unwahrscheinlich, weil sie dem Bestreben zuwiderläuft, möglichst große Tiere heranzuzüchten. Da die Fellqualität von höherer Bedeutung ist als die Größe und die schönsten Felle gerade die sehr kleinen Unterarten *M. v. vison* und *M. v. lowii* auszeichnen, mußten die Züchter auf das Erreichen der Maximalgrößen von Wildnerzen verzichten. Einkreuzungen von großen Wildnerzen aus Alaska (*ingens*) mit guten Fellen und sorgfältige Zucht führten zu befriedigenden Durchschnittsgrößen bei sehr guten Fellqualitäten.

Nach diesem knappen Überblick über die Nerzzucht wird verständlich, daß die Größenvariabilität beim Farmnerz gegenüber dem Wildnerz nicht erhöht, sondern leicht verringert ist (Abb. 31). Da sich genügend Material von Farmnerz-♀♀ beschaffen ließ, kann auch der starke Geschlechtsdimorphismus graphisch dargestellt werden (Abb. 31). Er ist gegenüber den Wildtieren im wesentlichen unverändert geblieben.

#### a) Hirnschädelkapazität

Bereits im vergangenen Jahrhundert wurden die ersten Vergleiche zwischen Hirngrößen von Haustieren und denen ihrer Stammformen durchgeführt (s. Herre, 1956). Heute kann ausgesagt werden, daß Haustiere bei gleicher Körpergröße ein absolut geringeres Hirngewicht besitzen als die dazugehörigen Wildarten. Die Abnahme liegt bei 20 %, sie kann geringer sein, aber auch bis zu 30 % ansteigen. Von dieser Minderung werden in erster Linie die kaudalen Anteile des Vorderhirns betroffen (Herre, 1955), unabhängig davon, ob es sich um Hund oder Katze, Schwein oder Schaf handelt. Deutliche Hirnabnahme wurde auch bei Gefangenschaftstieren beobachtet. Das Hirngewicht von Füchsen mindert sich in der Gefangenschaft bereits in der 1. und 2. Generation bis zu 20 %. Ähnliches ist von Löwen bekannt (Hollister, 1917), und auch das

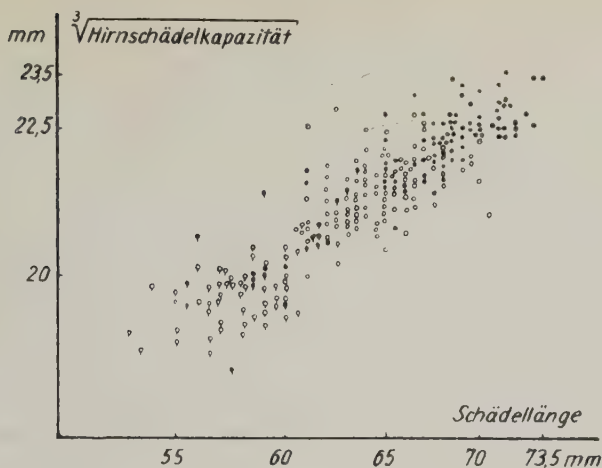


Abb. 32.  $\sqrt[3]{\text{Hirnschädelkapazität}}$  zu Schädelgröße  
 • = Wildnerz (*M. vison*)    ○ = Farmnerz  
 Doppelt logarithmische Auftragung

Hirn von Hauskatzen scheint durch die Umwelt merkbar beeinflusst zu werden (Darwin, Klatt; s. Herre, 1955, 1959). Es ist daher zu erwarten, daß auch der Farmnerz gegenüber dem Wildnerz eine Verringerung der Hirnschädelkapazität zeigt, zumal Bethcke (1919) vom Iltis zum Frettchen eine Abnahme der Hirngröße von durchschnittlich 25 % nachweisen konnte. Die doppelt logarithmische graphische Darstellung von über 250 Einzelwerten der  $\sqrt[3]{\text{Hirnschädelkapazität}}$  in Abhängigkeit von der Schädelgröße läßt bei gleichen Größen jedoch kaum eine Minderung des Hirns der Farmnerze erkennen (Abb. 32). Nur die größten Farmnerzschädel besitzen eine geringere Hirnschädelkapazität als gleich große Wildnerzschädel. Die kleinsten Hirnschädelkapazitäten gehören im fast gesamten Größenbereich zwar zu den Farmnerzen, jedoch erreichen diese auch zahlreiche sehr hohe Werte. Nun ist nicht zu erwarten, daß bei einer Veränderung der Hirngröße alle Farmnerzschädel davon betroffen werden. Stets werden einzelne Schädel durch besonders hohe Hirnschädelkapazität herausfallen. In Abb. 32 ist aber nicht einmal eine Verschiebung der Punkteschar vom Farmnerz gegenüber der vom Wildnerz zu erkennen. Erst die arithmetischen Mittel aus den Werten für die  $\sqrt[3]{\text{Hirnschädelkapazität}}$  und die Berechnung der Allometriegraden ergibt klare Unterschiede

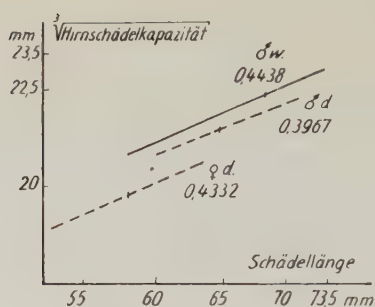


Abb. 33.  $\sqrt[3]{\text{Hirnschädelkapazität}}$  zu Schädellänge. Doppelt logarithmische Darstellung, berechnete Allometriegerade  
 w = Wildnerz    d = Farmnerz  
 • = Mittelwert der Wildnerz-♀♀

(Abb. 33). Die Allometriekonstante der Farmnerz-♂♂ ( $a = 0,3967$ )<sup>1</sup> ist etwas kleiner als die der Wildnerz-♂♂ ( $a = 0,4438$ ). Dieses war auf Grund der niedrigen Hirnschädelkapazitäten der größten Farmnerze zu erwarten. Besondere Bedeutung dürfte der Differenz jedoch nicht zuzumessen sein, da nach den bisherigen Untersuchungen an anderen Haustieren sich zwar stets eine Hirnabnahme, aber keine wesentliche Veränderung in der Höhe der Allometriekonstante zeigte (Herre, 1955).

Errechnet man die prozentuale Abnahme der arithmetischen Mittel von Schädellänge und Hirnschädelkapazität bei Farmnerz-♂♂ gegenüber Wildnerz-♂♂, erhält man für die Schädellänge 6,4 % und für die Hirnschädelkapazität nur 4,1 %. Nach diesen rechnerisch korrekten Prozentzahlen besitzen Farmnerz-♂♂ ein relativ höheres Hirnvolumen als Wildnerz-♂♂. Die Allometriegerade sagen aber das Gegenteil aus. Dieser Widerspruch ist dadurch zu erklären, daß die Hirnschädelkapazität sowohl innerhalb der Wild- als auch der Farmnerze in weit geringerem Verhältnis abnimmt als die Schädellänge. Die durchschnittliche Hirngröße der Farmnerz-♂♂ kann daher nur in ihrer Beziehung zu dieser innerartlichen Allometrie der Wildnerz-♂♂ beurteilt werden. Mit diesem Beispiel soll deutlich vor Augen geführt werden, daß Vergleiche in Prozentwerten ohne Berücksichtigung der vorliegenden Allometrien zu falschen Folgerungen führen<sup>2</sup>.

<sup>1</sup>  $r = 0,511$ ;  $zw = 0,27$ .

<sup>2</sup> Versuche, Einflüsse der Größe durch Umrechnung der Meßwerte in Prozent einer Bezugsgröße auszuschalten, stoßen auf die Schwierigkeit, daß



Es ist also auch beim Farmnerz eine Verringerung der Hirnschädelkapazität eingetreten, jedoch in einem so geringen Ausmaß, daß es am einzelnen Schädel kaum nachzuweisen ist. Das könnte einmal damit zusammenhängen, daß Nerze erst seit rund 45 Jahren in Farmen gezüchtet werden, und zum anderen spielt vielleicht auch das relativ hohe Hirnvolumen von *M. v. vison* eine Rolle, eine Unterart, aus der zusammen mit *ingens* + *lacustris* und *lowii* die Zuchtstämme des Farmnerzes aufgebaut wurden. Eine weitere zusätzliche Erklärungsmöglichkeit bietet die Beobachtung, daß eine psychische Beeinflußbarkeit durch die Domestikation beim Nerz besonders gering zu sein scheint, da diese Tiere, wie mir alle Züchter berichteten, niemals zahm werden. Warum zeigen dann aber Gefangenschaftsfüchse und primitive Haustierte, die keiner intensiven Züchtung, Fütterung und Stallhaltung unterliegen, wie etwa abessinische Haushunde oder Somali-Schafe, besonders kleine Hirne? (S. Herre, 1955b.)

Nachdem in der Domestikation bisher nur eine geringe Minderung des Hirns festgestellt werden kann, erscheint es um so bemerkens-

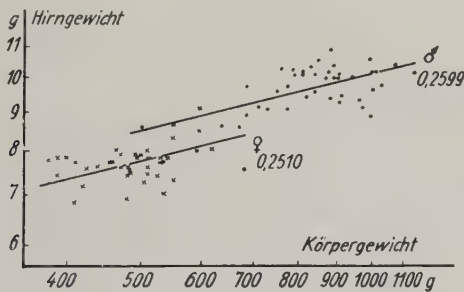


Abb. 34. Hirngewicht in Beziehung zum Körpergewicht. Doppelt logarithmische Auftragung und berechnete Allometriergeraden  
● = Farmnerz-♂♂    × = Farmnerz-♀♀

Fortsetzung der Fußnoten von Seite 354.

sich die Einzelelemente des Schädels nur selten im gleichen Verhältnis vergrößern wie der gesamte Schädel und daher der Prozentwert von Individuum zu Individuum oder von Gruppe zu Gruppe wechselt. Beim Vergleich solcher Prozentwerte von unterschiedlich großen Schädeln ist oft nur schwer zu beurteilen, ob die Differenz in diesen Werten rein größenbedingt ist oder auf Unterschieden beruht, die einen echten systematischen Wert haben, wenn nicht eine weitgehend lückenlose Größenreihe mit den entsprechenden Prozentzahlen vorliegt. Die graphische Darstellung oder allometrische Berechnungen gewährleisten meist eine sichere Beurteilung.

werter, daß die Stufe zwischen den Allometriegeraden der männlichen und der weiblichen Farmnerze auf größere Unterschiede zwischen den Geschlechtern hinweist. Der zusätzliche Vergleich der Hirngewichte, bezogen auf die Körpergewichte (Kern ohne Fett, fast gleicher Ernährungszustand,  $3\frac{1}{2}$  Monate vor Beginn der Brunst, Abb. 34), läßt ebenfalls erkennen, daß Farmnerz-♀♀ im Durchschnitt ein kleineres Hirn besitzen als gleich große Farmnerz-♂♂<sup>1</sup>.

Wird bei Tieren engerer Verwandtschaft von der Hirngröße auf die Leistung geschlossen, ist zwangsläufig anzunehmen, daß die weiblichen Nerze in diesem überaus wichtigen Organ im allgemeinen gegenüber den ♂♂ benachteiligt sind oder daß an ihr Hirn geringere Anforderungen gestellt werden. Die zum Teil großen Unterschiede in den Hirngrößen gleicher Individuen müßten dann ebenso gedeutet werden. Wird dagegen die Auffassung zugrunde gelegt, daß die Hirngröße zumindest im begrenzten Rahmen unabhängig von der Leistung ist, dann ist nicht einzusehen, warum bei einer Verringerung der Anforderungen an dieses Organ schon nach 1 bis 2 Gefangenschaftsgenerationen eine deutliche Hirnabnahme erfolgt. Solche Fragen über die Beziehung der Leistung zur Hirngröße oder über die Ursachen sehr unterschiedlicher Größenänderungen des Hirns in der Domestikation harren noch der Beantwortung. Mikroskopisch-anatomische Vorarbeiten werden zur Klärung beitragen.

#### b) Hirnkapsellänge — Hirnkapselbreite

Nach den bisher von zahlreichen Haustieren vorliegenden Befunden über die Hirnminderung in der Domestikation ist zu erwarten, daß auch bei der geringen Hirnabnahme der Farmnerze die kaudalen Anteile des Hirns besonders davon betroffen sind und das Hirn daher kürzer wird (Herre, 1955b). Dieses müßte auch in der Hirnkapsellänge zum Ausdruck kommen. Die Berechnung der Allometriegeraden und ihre graphische Darstellung (Abb. 35) ergibt für die Farmnerz-♂♂ aber ein anderes Bild. Das arithmetische Mittel für die Hirnkapsellänge, bezogen auf die durchschnittliche Schädellänge ( $n = 127$ ) liegt nur sehr wenig unterhalb der Allometriegeraden der Wildnerz-♂♂. Die Steigungen der Allometriegeraden unterscheiden sich dagegen recht beträchtlich: Wildnerz-♂♂  $a = 0,7667$ , Farmnerz-♂♂  $a = 0,9296^2$ . Daraus ist abzulesen, daß die großen

<sup>1</sup>  $r = 0,856$ ;  $zw = 0,35$ .

<sup>2</sup> ♂♂  $r = 0,851$ ;  $zw = 0,27$ ; ♀♀  $r = 0,730$ ;  $zw = 0,35$ .

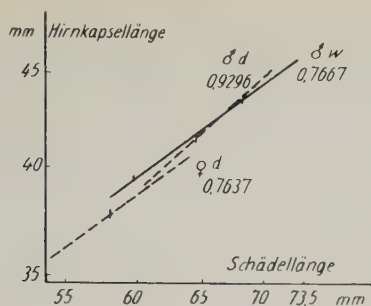


Abb. 35. Hirnkapsellänge in Beziehung zur Schädellänge. Doppelt logarithmische Darstellung

w = Wildnerz (*M. vison*)      d = Farmnerz      • = Mittelwert der Wildnerz-♀♀

Farmnerz-♂♂ im allgemeinen eine längere, die kleineren eine kürzere Hirnkapsel besitzen als die gleich großen Wildnerz-♂♂. Innerhalb der Farmnerz-♂♂ bleibt demnach bei steigender Gesamtgröße die Hirnkapsellänge nur relativ wenig zurück. Da für die Hirnkapselbreite ebenfalls eine verhältnismäßig hohe Allometriekonstante errechnet wurde ( $a = 0,8116^2$ ; Abb. 36), die Hirnschädelkapazität aber noch etwas stärker negativ allometrisch ist als bei Wildnerz-♂♂, kann man daraus schließen, daß bei Farmnerz-♂♂ von kleinen zu großen Individuen eine noch weit stärkere Abflachung der Hirnkapsel erfolgt, als es schon für Wildnerz-♂♂ festgestellt wurde (Kapitel III, c). Dieses bestätigen Vergleiche an zahlreichen Farmnerzschädeln. Die gleichzeitig erfolgende Hirnstreckung erscheint gegen-

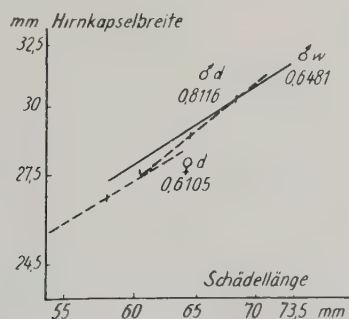


Abb. 36. Hirnkapselbreite in Beziehung zur Schädellänge. Doppelt logarithmische Darstellung

w = Wildnerz      d = Farmnerz      • = Mittelwert der Wildnerz-♀♀

<sup>1</sup>  $r = 0,752$ ;  $zw = 0,27$ .

über den Wildnerz-♂♂ nicht wesentlich verändert. Das ist bemerkenswert, da „als allgemeine Domestikationsveränderung des Schädels eine Verkürzung bei gleichzeitiger Verbreiterung und Aufbiegung angesehen werden muß“ (Herre, 1955a).

Die weitgehende Übereinstimmung der Allometriekonstanten für die Beziehungen Hirnkapsellänge bzw. Hirnkapselbreite zur Schädellänge bei Mauswiesel- und Wildnerz-♂♂ und die demgegenüber bedeutend höheren Werte bei ♂♂ Farmnerzen lassen zunächst Domestikationseinflüsse als Ursache vermuten. Die Richtigkeit dieser Erklärung wird jedoch in Frage gestellt, betrachtet man die entsprechenden Allometriekonstanten der Farmnerz-♀♀<sup>1</sup>. Sie sind denen der Wildnerz-♂♂ fast gleich. Die Allometriegesamten laufen annähernd parallel, getrennt durch eine deutliche Stufe, wie es nach den Vergleichen der Hirnschädelkapazitäten zu erwarten war. Die Geschlechter unterscheiden sich bei den Farmnerzen in diesen beiden Allometrien demnach stärker als Farmnerz-♀♀ und Wildnerz-♂♂.

Schon Klatt hat darauf aufmerksam gemacht, daß das Geschlecht einen Einfluß auf allometrische Beziehungen haben kann. Frick (1957) fand Geschlechtsdifferenzen in den Integrationskonstanten (Organkoeffizient  $p$ ) bei Herz, Leber und Nieren. Größere Unterschiede sowohl in den Allometrie- als auch in den Integrationskonstanten zwischen den Geschlechtern sind bisher meines Wissens außer beim Farmnerz (Bährens, 1959) noch nicht ermittelt worden. Leider ließ sich nicht nachprüfen, ob die Beziehungen Hirnkapsellänge und -breite zur Schädellänge auch beim Wildnerz zwischen den Geschlechtern derartig verschieden sind, da für eine signifikante Berechnung der Allometriekonstanten zuwenig Schädel von Wildnerz-♀♀ zur Verfügung standen. Es erscheint jedoch nicht sehr wahrscheinlich, daß Domestikationseinflüsse die allometrischen Beziehungen bestimmter Maße bei ♂♂ in völlig anderem Ausmaß bestimmen als bei den unter gleichen Bedingungen lebenden♀♀. Daher ist an die Möglichkeit zu denken, daß die in diesem Abschnitt behandelten Allometriekonstanten auch bei den Farmnerz-♀♀ gegenüber denen der Wildnerz-♀♀ eine Erhöhung erfahren haben, in ähnlicher Weise, wie es für die Farmnerz-♂♂ errechnet wurde. In diesem Falle würden größere Unterschiede in allometrischen Beziehungen auch zwischen den Geschlechtern der Wildnerze vor-

<sup>1</sup>  $r = 0,617$ ;  $zw = 0,35$ .

liegen, über deren Ursachen und Auswirkungen jedoch kaum Näheres ausgesagt werden kann.

### c) Gebißlänge — Gebißbreite

Von der im Hausstand häufig auftretenden Verkürzung des Schädels ist oft die obere Zahnreihe am stärksten betroffen. Dieses wird an den bei zahlreichen Haustieren bekannten Mopsköpfen besonders deutlich. Koch (1950) konnte Vermopsungserscheinungen an Silberfuchsschädeln feststellen, die bereits nach 30jähriger Zucht in Farmen auftraten und für die er verschiedene Ursachen annimmt. Es erhebt sich daher die Frage, ob ähnliches auch schon bei Farmnerzen zu beobachten ist. Mehrere langjährige erfahrene Züchter, die danach befragt wurden, versicherten, beim Farmnerz noch niemals auffällige Kopfverkürzungen bemerkt zu haben. Ob die Kopfgröße von Farmnerzen im gesamten Durchschnitt gegenüber Wildnerzen vermindert ist, konnte nicht untersucht werden, weil die Wirbelsäulenlänge von den Wildnerzen als Bezugsmaß nicht bekannt war. Eine Kopfverkürzung im Hausstand geht aber fast stets mit einer relativen Schädelverbreiterung einher. Da eine solche Änderung nicht nachzuweisen war (voriger Abschnitt), scheint eine wesentliche Kopfverkürzung nicht eingetreten zu sein.

Wie steht es nun mit der Gebißlänge? Die Berechnung der Allometriegraden und ihre graphische Darstellung (Abb. 37) ergibt für den Durchschnitt der Farmnerz-♂♂ eine deutliche Verkürzung der oberen Zahnreihen gegenüber gleich großen Wildnerz-♂♂. Die Allometriekonstanten weichen nur geringfügig voneinander ab (Wild-

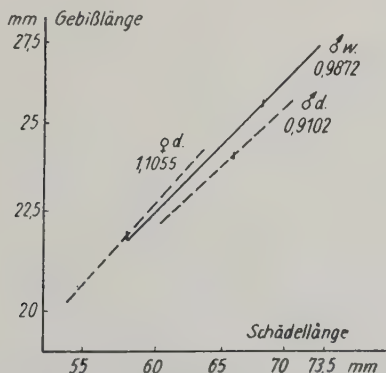


Abb. 37. Gebißlänge in Beziehung zur Schädelgröße. Doppelt logarithmische Darstellung  
w = Wildnerz (*M. vison*) d = Farmnerz



nerz-♂♂  $a = 0,9872$ ; Farmnerz-♂♂  $a = 0,9102^1$ ). Die Minderung der durchschnittlichen Gebißlänge bei den Farmnerz-♂♂ braucht nicht unbedingt auf Einflüsse durch die Domestikation zurückgeführt zu werden. Da in der Allometriegerade der Wildnerz-♂♂ auch die Werte der durch besonders starkes Gebiß gekennzeichneten Schädel von *M. v. evagor* enthalten sind, diese Unterart aber als Stammvater unseres Farmnerzes ausscheidet, könnte auch darin der Grund für die niedrigere Durchschnittslänge der oberen Zahnreihe bei Farmnerz-♂♂ gesehen werden. Mit einer solchen Erklärung oder mit der Annahme eines Domestikationseinflusses ist aber das allometrische Verhalten der Gebißlänge von Farmnerz-♀♀ nur schwer zu vereinbaren<sup>2</sup>. Ihre Allometriegerade liegt noch über derjenigen der Wildnerz-♂♂ (Abb. 37). Das bedeutet: Farmnerz-♀♀ besitzen im Durchschnitt ein längeres Gebiß als gleich große Farmnerz-♂♂. Der Mittelwert der Längen der oberen Zahnreihen in Abhängigkeit zu den Schädelhöhen von 17 Wildnerz-♀♀ liegt annähernd auf der Allometriegerade der Wildnerz-♂♂. Damit wird der Unterschied zwischen den Allometriegeraden der Farmnerz-♂♂ und -♀♀ noch schwerer verständlich.

Ebenso überrascht der Wert der Allometriekonstante für die Beziehung Gebißbreite<sup>3</sup> zu Schädelhöhe bei den Farmnerz-♀♀ (Abb. 38). Während die Allometriegeraden der Wild- und Farmnerz-♂♂ fast völlig zusammenfallen, zeigt die der Farmnerz-♀♀ eine erheblich andere Steigung. In allen Fällen dieser eigenartigen

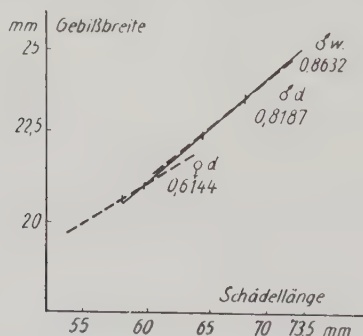


Abb. 38. Gebißbreite in Beziehung zur Schädelhöhe. Doppelt logarithmische Darstellung  
w = Wildnerz      d = Farmnerz

<sup>1</sup>  $r = 0,857$ ;  $zw = 0,27$ .

<sup>2</sup>  $r = 0,36$ ;  $zw = 0,35$ .

<sup>3</sup> ♂♂  $r = 0,651$ ;  $zw = 0,27$ ; ♀♀  $r = 0,560$ ;  $zw = 0,35$ .

Geschlechtsdifferenzen erscheint die Möglichkeit, daß die berechneten Allometriegeraden nicht für Farmnerze allgemein gelten und nicht die wahren Größenbeziehungen repräsentieren, sehr gering, da, um diesen Gefahren zu begegnen, soviel Material wie möglich herangezogen wurde (Wildnerz-♂♂  $n = 92$ , Farmnerz-♂♂  $n = 127$ ; Farmnerz-♀♀  $n = 70$ ) und die Berechnungen der Korrelationskoeffizienten eine hohe Bindung der Einzelwerte an die Allometriegerade sicherstellte. Für sichere Aussagen und eingehende Erörterungen muß jedoch nach den vorliegenden Ergebnissen noch weiteres Material untersucht werden.

#### d) Postorbitaleinschnürung

Zum Abschluß dieses Kapitels noch ein kurzer Vergleich der Postorbitaleinschnürungen von Wild- und Farmnerz. Frettchenschädel sind von Schädeln des Iltis (*Mustela putorius*) bekanntlich am besten darin zu unterscheiden, daß sie meist eine bedeutend stärkere Postorbitaleinschnürung besitzen. Die graphische Darstellung der Postorbitaleinschnürungen von Wild- und Farmnerzen, bezogen auf die Condylbasallänge, läßt einen ähnlichen Unterschied hier nicht erkennen (Abb. 39).

### 2. Zusammenfassende Erörterungen

Die seit 46 Generationen gegenüber der Wildart unter veränderten Auslesebedingungen lebenden Farmnerze lassen am Schädel

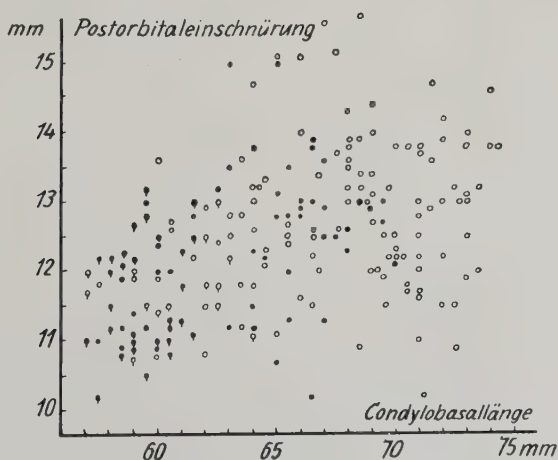


Abb. 39. Postorbitaleinschnürung in Beziehung zur Condylbasallänge  
 ● = Farmnerz    ○ = Wildnerz (*M. vison*)

noch keine wesentlichen Formänderungen erkennen. Die Maximalgrößen der Wildart werden nicht erreicht. Daraus kann auf eine Größenminderung aber nicht geschlossen werden, da auch sehr kleine Unterarten von *M. vison* als Ausgangsform in Betracht kommen. Extreme Schädelumformungen, wie sie Mopsköpfe darstellen, sind vom Farmnerz noch nicht bekannt. Für den Farmnerz allgemein kennzeichnende Formbesonderheiten am Schädel haben sich bisher nicht herausgebildet.

Besonders auffällig ist, daß die Hirngröße gegenüber der Wildart nur in sehr geringem Maße abgenommen hat. Der Vergleich der Hirnschädelkapazitäten von 36 Schädeln männlicher Wildnerze mit denen von 36 jeweils gleich großen Schädeln männlicher Farmnerze ergibt für letztere eine durchschnittliche Hirnschädelkapazitätsminderung von nur 4%. Das ist gegenüber der schon bei Gefangenschaftstieren nach der 2. Generation beobachteten Gehirnabnahme von 20% (mit gleicher Methode ermittelt) überraschend wenig, selbst dann, wenn beim Wildnerz nur das durchschnittliche Hirnvolumen der Unterarten *M. v. vison*, *ingens* + *lacustris* und *lowii* herangezogen wird, welches geringfügig über dem Gesamtdurchschnitt liegt.

Die Hirnkapsellänge und -breite von Farmnerz-♂♂ bleiben bei steigender Schädelnlänge im Gegensatz zu Wildnerz-♂♂ nur relativ wenig zurück. In Beziehung zur Allometrie der Hirnschädelkapazität ist daraus auf eine noch stärkere Abflachung der Hirnkapsel von kleinen zu großen Farmnerz-♂♂ zu schließen. Die bei Frettchen zu beobachtende stärkere Postorbitaleinschnürung gegenüber Iltissen konnte beim Farmnerz nicht nachgewiesen werden.

Beim Vergleich der Länge der oberen Zahnreihe von Wild- und Farmnerz-♂♂ stellt sich eine deutliche Verkürzung des Oberkiefers bei Farmnerz-♂♂ heraus. Die Farmnerz-♀♀ überraschen demgegenüber durch ein im Verhältnis zur Schädelnlänge besonders langes Gebiß. Auch in allen anderen untersuchten Schädelmaßen ist der Geschlechtsdimorphismus beträchtlich. Dieses prägt sich, außer in Größenunterschieden, in deutlichen Stufen zwischen den Allometriegraden der Geschlechter oder in stark abweichenden Allometriekonstanten aus. Bei Wildnerzen konnte ein derartiger Vergleich der Geschlechter leider nicht durchgeführt werden. Es ist aber nicht anzunehmen, daß die Unterschiede zwischen den Geschlechtern des Farmnerzes in den allometrischen Beziehungen auf Domestikationseinflüssen beruhen, sondern daß sie auch zwischen Wildnerz-♂♂ und

♀♀ bestehen. Damit erheben sich Fragen nach den Ursachen und Folgen der Unterschiede in den Organgrößen (z. B. Hirn) und den Proportionsverschiebungen, weitreichende Probleme, die erst durch weitere Untersuchungen einer Lösung nähergebracht werden können.

## VI. Theoretische Schlußbetrachtung

In der vorliegenden Arbeit wurden Mustelidenschädel strukturell analysiert und innerartliche Formabwandlungen mit zwischenartlichen Formunterschieden verglichen, um zur Klärung von Fragen der Artbildung und Artausformung beizutragen.

Bei den Musteliden sind nicht nur zwischen ausgewachsenen Individuen verschiedener Arten, sondern auch innerhalb gleicher Art beträchtliche Größendifferenzen zu finden, mit denen zumeist Formunterschiede einhergehen. Es ist zu prüfen, inwieweit die Formabwandlungen durch Unterschiede in der Gesamtgröße bedingt sind. Mit Hilfe von Methoden der Allometrie lassen sich Größeneinflüsse klar erfassen und in ihrem Ausmaß beurteilen. Allometrische Studien sind also für die objektive Bewertung von Gestalteigenarten und damit für moderne systematische Untersuchungen ein unerlässliches Hilfsmittel. Sie tragen dazu bei, gesicherte Grundlagen für evolutionstheoretische Erwägungen zu gewinnen.

Die allometrische Analyse von *Mustela-vison*-Schädeln gibt einen Einblick in die Bedingtheiten innerartlicher Formenbildung. Die meisten der untersuchten Einzelmerkmale verändern sich größenabhängig, und zwar in sehr unterschiedlichem Ausmaß. Hieraus ergeben sich die zum Teil beträchtlichen Proportionsverschiebungen; die Formenmannigfaltigkeit des amerikanischen Nerzes resultiert zu einem wesentlichen Teil aus dem unterschiedlichen Ausmaß des Größeneinflusses auf die Einzelelemente des Schädels. Alle Formwandlungen, welche im Rahmen der für die einzelnen Merkmale einer Gruppe festgestellten Allometrien liegen, dürfen nicht zum Anlaß weiterer systematischer Aufgliederung genommen werden. So beachtlich solche Formunterschiede zum Teil sind, sie entstehen unter dem Einfluß von Änderungen in der Gesamtgröße und sie haben — nach den bisherigen Kenntnissen zu urteilen — wahrscheinlich keine Bedeutung für die Evolution.

Zu diesen rein größenbedingten Formänderungen kommen aber noch weitere Gestalteigenarten hinzu, die für einzelne Gruppen

innerhalb der Art typisch sein können. Nerzschädel von der Vancouver-Insel fallen z. B. durch im Verhältnis zur Schädelgröße besonders kräftige Zähne auf, und diejenigen von der Küste Carolinas zeichnen sich durch eine relativ sehr geringe Mastoidbreite aus. Solche Formbesonderheiten werden bei graphischer Darstellung der Einzelwerte in ihrem Verhältnis zur Schädelgröße klar erkennbar, und eine mit genügend Werten durchgeführte allometrische Berechnung ergäbe eigene, von den übrigen Gruppen jeweils gesonderte Allometriegeraden.

Während sich die meisten der bei *M. vison* untersuchten Schädelmerkmale größenabhängig verändern und darüber hinaus noch Änderungen zeigen, welche aus dem Rahmen jener Wandlungen herausfallen, die durch den jeweiligen innerartlichen Größeneinfluß bedingt sind, läßt die Postorbitaleinschnürung kein allometrisches Verhalten erkennen. In diesem Merkmal können also auch unterschiedlich große Schädel ohne Zuhilfenahme von Methoden der Allometrie direkt verglichen werden.

Wird die geographische Verteilung bestimmter Merkmalsbesonderheiten im Verbreitungsgebiet von *M. vison* untersucht, dann fällt zunächst die sich über einen großen Raum von Nord nach Süd erstreckende allmähliche Wandlung der Größe und der Fellfarbe auf. Eine solche Merkmalsgradation kann durch „clines“ im einzelnen dargestellt und veranschaulicht werden. Auch die Postorbitaleinschnürung zeigt eine klinhafte Änderung, wenn auch nur über einen kleinen Teil Nordamerikas. Sie erfolgt jedoch nicht von Nord nach Süd, sondern in anderen Richtungen. Diese häufig beobachtete Tatsache, daß allmähliche Wandlungen von Merkmalen in ganz verschiedenen geographischen Richtungen verlaufen, macht die Darstellung der innerartlichen Variabilität im ganzen Umfang durch „clines“ schwierig und sehr unübersichtlich. Hinzu kommt, daß z. B. beim amerikanischen Nerz die Mehrzahl der untersuchten Merkmale schon über kurze geographische Entfernung deutliche Abwandlungen zeigen (Hirnvolumen, Zahngröße, Breite des Basioccipitale u. a.). Diese Tatsache ist in einigen Fällen mit geographischer Isolation zu erklären (z. B. *M. v. evagor* von der Vancouver-Insel), in den meisten anderen sind jedoch keine isolierenden Faktoren oder veränderte Umweltbedingungen zu erkennen, die entsprechend selektionierend gewirkt haben könnten.

Während bei rein klinhaft angeordneten Formabwandlungen die systematische Aufgliederung zu subjektiven Grenzziehungen führen



muß, ist eine Abgrenzung von Unterarten dann gerechtfertigt, wenn sich einzelne Gruppen in bestimmten Merkmalen deutlich unterscheiden, ohne daß gleitende Übergänge zwischen diesen Merkmalsbesonderheiten nachzuweisen sind. Es ist daher nicht zweckmäßig, den Unterartbegriff als niedrigste systematische Einheit abzuschaffen (Terentjew, 1958) und die innerartliche Variabilität allein durch die Darstellung von Merkmalsgradienten zu kennzeichnen, denn beide Verfahren haben ihre Berechtigung. Eine tragfähige Grundlage für weitreichende Erörterungen über phylogenetische Entwicklungen kann jedoch nur durch sorgfältiges Studium der Gesamtvariabilität einer Art geschaffen werden. Erst dadurch wird die Vielfalt des Formenwandels innerhalb einer Art überschaubar und die entscheidenden Kennzeichen deutlich. Nun können nicht alle Merkmale untersucht werden, sondern aus der Vielzahl werden im allgemeinen nur wenige ausgewählt und anderen, vielleicht ebenso wichtigen, vorgezogen. Dieses nicht ohne weiteres zu ändernde Verfahren mag zunächst gegen jegliche Aufgliederung der Art sprechen (s. Hagmeier, 1958). Es ist jedoch zu bedenken, daß der Kategorie der Unterart im wesentlichen ein praktischer Wert zukommt und in der Praxis systematischer Arbeit an Säugetieren aus vielen Gründen die Schädel im Mittelpunkt stehen. Unterarten werden daher sehr häufig auf Grund von Unterschieden in Merkmalen des Schädels aufgestellt. Diese sich aus den Umständen ergebende einseitige Bevorzugung des Schädels erhält besondere Berechtigung dadurch, daß die genaue Kenntnis seines innerartlichen Formenwandels auch für die Klärung allgemein-biologischer Fragen von großer Bedeutung ist. Von diesen Gesichtspunkten erscheint es nicht als ein grundsätzlicher Fehler, daß manch andere Besonderheiten bei der Aufgliederung einer Säugetierart in Unterarten keine Berücksichtigung finden.

Werden nun den innerartlichen Formabwandlungen des amerikanischen Nerzschädels die zwischenartlichen Formunterschiede bei Musteliden gegenübergestellt, so ergibt sich, daß sich zwar grundsätzlich die gleichen Merkmale wandeln können, daß aber das Ausmaß dieser Wandlungen von Art zu Art zum Teil beträchtlich größer ist. Dieses liegt nicht an den häufig sehr starken Größendifferenzen zwischen den Schädeln verschiedener Arten, sondern es sind Unterschiede, die weit über jene hinausgehen, welche durch den jeweiligen innerartlichen Größeneinfluß bedingt sind. Besonders klar erkennbar wird ihr Ausmaß dadurch, daß für jede Art art-

eigene Allometriegeraden vorliegen, welche gegen die Allometriegeraden der anderen Art in zum Teil großen Stufen abgesetzt sind. Hierin kommen auch die oft bemerkenswerten Proportionsverschiedenheiten der die gesamte Form bildenden Einzelelemente zum Ausdruck. Ob nun Formabwandlungen innerhalb der Art ein gleiches Ausmaß erreichen können oder ob sie begrenzt sind, die Artverschiedenheiten also nicht aus den kleineren Unterschieden zwischen Unterarten abzuleiten sind, kann auf Grund meiner Untersuchungen noch nicht eindeutig beurteilt werden. Die aufgezeigten Möglichkeiten, mit Hilfe von Methoden der Allometrie das Ausmaß von Unterschieden eindeutig zu erfassen, und die Tatsache, daß auch zwischen den einzelnen Unterarten von *Mustela vison* dieses Ausmaß sehr verschieden ist, weist einen erfolgversprechenden Weg zur Klärung von Grundproblemen der Evolutionsforschung.

## VII. Schrifttum

- Anderson: *Mustela vison lowii*, new subspecies. Ann. Rept. Provancher Soc. Nat. Hist. Canada, Nov. (1945) 57—59.
- Bährens, D.: Zur Methodik allometrischer Untersuchungen nach Studien an Musteliden. Zool. Anz. **162** (1959) 30—37.
- Bangs, O.: Notes on the Synonymy of the North American Mink with Description of a New Subspecies. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. **27** (1897) 1—8.
- Bee, J. W., und E. R. Hall: Mammals of Northern Alaska. On the Arctic Slope. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, Lawrence 1956.
- Betheke, H.: Vergleichende Untersuchungen an Frettchen und Iltissen. Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. **36** (1919).
- Burt, W. H.: The Subspecies Category in Mammals. System. Zool. **3** (1954) 99—104.
- Dehm, R.: Die Raubtiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West b. Eichstätt in Bayern. Abh. Bay. Akad. d. Wiss. N. F. **58** (1950) 1—141.
- Dinnendahl, L., und G. Kramer: Über größenabhängige Änderungen von Körperproportionen bei Möwen (*Larus ridibundus*, *L. canus*, *L. argentatus*, *L. marinus*). Journ. Ornithol. **98** (1957).
- Durrant, St.: Mammals of Utah. — Taxonomy and Distributor. Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist. **6** (1952) 1—549.
- In Defense of the Subspecies. System. Zool. **4** (1955) 186—190.
- Ellermann, J. R., und T. C. S. Morrison-Scott: Checklist of Palearctic and Indian Mammals. London 1951.
- Gillham, N. W.: Geographic variation and the subspecies concept in butterflies. — System. Zool. **5** (1956) 110—120.
- Gosline, W. A.: Further Thoughts on Subspecies and Trinominals. System. Zool. **3** (1954) 92—94.

- Fick, L.: Über die Ursachen der Knochenformen. Göttingen 1857.
- Neue Untersuchungen über die Ursachen der Knochenformen. Marburg 1859.
- Frick, H.: Quantitative Untersuchungen an äthiopischen Säugetieren. Anat. Anz. **104**, 17/20 (1957) 305–333.
- Hagmeier, E. M.: The Inapplicability of the Subspecies Concept. System. Zool. **7** (1958) 1–7.
- Hall, E. R.: *Mustela vison evagor* (new subspecies). Univ. Calif. Publ. Zool. **38**, 12 (1932) 418–419.
- American Weasels. Univ. of Kansas, Lawrence 1951.
- Handbook of Mammals of Kansas. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, Lawrence 1955.
- Hall, E. R., und K. R. Kelson: The Mammals of North America. The Ronald Press Comp. **2**, New York 1959.
- Hamilton, W. J.: A New Mink from the Florida Everglades. Proc. Biology Soc. Washington **61** (1948) 139–140.
- Hensel: Craniologische Studien. Nov. Act. Leop. Carol. Acad. **42** (1881).
- Herre, W.: Studien am Skelett des Mittelohres wilder und domestizierter Formen der Gattung *Lama*. Acta Anat. **19** (1953).
- Domestikation und Stammesgeschichte. In: Heberer: Evolution der Organismen. 2. Aufl. Stuttgart 1955 a.
- Fragen und Ergebnisse der Domestikationsforschung nach Studien am Hirn. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Erlangen (1955 b).
- Die züchtungsbiologische Bedeutung neuer Erkenntnisse über Abstammung und Frühentwicklung von Haustieren. Ztschr. Züchtungskunde **28** (1956).
- Abstammung und Domestikation der Haustiere. Hdb. d. Tierzüchtung I, Paul Parey, Hamburg 1958.
- Der Rasse- und Artbegriff. Hdb. d. Tierzüchtung III, Paul Parey, Hamburg 1960.
- Hofer, H.: Der Gestaltwandel des Schädels der Säugetiere und Vögel, mit besonderer Berücksichtigung der Knickungstypen und der Schädelbasis. Verh. Anat. Ges. Marburg (1952).
- Hollister, N.: A Synopsis of the American Minks. Proc. US Nat. Mus. **44** (1913) 471–480.
- Some Effects of Environment and Habit on Captive Lions. Proc. US Nat. Mus. **53** (1917).
- Holz, K.: s. Herre, W., Acta Anat. **19** (1953).
- Howell, A. B.: Asymmetry in the skulls of mammals. Proc. US Nat. Mus. **67** (1925) 1–18.
- Huxley, J. S.: Clines: An auxiliary method in taxonomy. Bijdr. Dierk. **27** (1939) 491–520.
- Kahmann, H.: Das Zwergwiesel, *Mustela minuta*, in Bayern. Zool. Jahrb. (Systematik) **80** (1951).
- Kampen, P. N. van: s. Herre, W., Acta Anat. **19** (1953).
- Keller, A.: Die Nerzzucht. 6. Auflage, F. C. Mayer-Verlag, München 1958.

- Klaauw, C. J. van der: Size and position of the functional components of the skull. A contribution to the knowledge of the architecture of the skull, based on data in the literature. *Arch. Nier de Zool.* **9** (1948–1952).
- Klatt, B.: Über die Veränderung der Schädelkapazität in der Domestikation. *Sitz.-Ber. d. Ges. Naturf. Freunde* **3**, Berlin 1912.
- Über den Einfluß der Gesamtgröße auf das Schädelbild nebst Bemerkungen über die Vorgeschichte der Haustiere. *Arch. f. Entw. Mech.* **36** (1913).
- Mendelismus, Domestikation und Kraniologie. *Arch. f. Anthropol. N. F.* **27**, 3/4 (1921).
- Kreuzungen extremer Rassetypen des Hundes. *Ztschr. menschl. Vererb. Konst.-Lehre* (1941–1944).
- Die theoretische Biologie und die Problematik der Schädelform. *Biol. Gen.* **19** (1949) 51–89.
- Kraniologisch-physiognomische Studien an Hunden. *Mitt. a. d. Hamb. Zool. Mus. u. Inst.* **50** (1950).
- Koch, W.: Kurzköpfigkeit als Domestikationsmerkmal beim Fuchs. *Berl. u. Münchn. tierärztl. Wochenschr.* **5** (1950).
- Mayr, E.: Notes on nomenclature and classification. *System. Zool.* **3** (1954) 86–89.
- Mayr, E., G. Linsley und R. Usinger: *Methods and Principles of Systematic Zoology*. Mc Graw-Hill, Book Comp. (1953).
- Meunier, K.: Korrelation und Umkonstruktion in den Größenbeziehungen zwischen Vogelflügel und Vogelkörper. *Biol. gen.* **19** (1951).
- Die Allometrie des Vogelflügels. *Ztschr. wiss. Zool.* **161**, 3/4 (1959).
- Die Größenabhängigkeit der Körperform bei Vögeln. *Ztschr. wiss. Zool.* **162**, 3/4 (1959).
- Miller, G. S., und R. Kellogg: *List of North American Recent Mammals*. Smithsonian Institution, Washinton, D. C. (1955).
- Nachtsheim, H.: *Ergebnisse und Probleme der Genetik*. Naturwissenschaften **35** (1948).
- Neubauer: Experimentelle Untersuchungen über die Beeinflussung der Schädelform. *Ztschr. Morph. u. Anthropol.* **23** (1925) 411–442.
- Pilgrim, G. E., *The fossile Carnivora of India*. *Palaeont. Indica n. s.* **18** (1932) 1–232.
- Pocock, R. J.: On the External Characters and Classification of the Mustelidae. *Proc. Zool. Soc. London* (1922) 803–837.
- Reichstein, H.: Schädelvariabilität europäischer Mauswiesel (*Mustela nivalis* L.) und Hermelin (*Mustela erminea* L.) in Beziehung zu Verbreitung und Geschlecht. *Ztschr. Säugetierkd.* **22** (1957).
- Rensch, B.: *Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution*. Stuttgart 1954.
- Röhrs, M.: Allometrische Studien in ihrer Bedeutung für Evolutionsforschung und Systematik. *Zool. Anz.* **160**, 11/12 (1958) 276–294.
- Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. *Z. w. Z.* **162**, 1/2 (1959) 1–95.
- Sanderson, J. T.: *Knaurs Säugetierbuch*. Droemersch Verlagsanstalt, München-Zürich 1956.



- Schmidt, F.: Über die geographischen Unterarten und die Provenienzen des nordamerikanischen Nerzes. D. Dtsch. Pelztierzüchter **27** (1953) 12.
- Simpson, G. G.: The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **85** (1945).
- Snell, O.: Hirngewicht, Körpergewicht, geistige Fähigkeiten. Arch. Psych. **23** (1891).
- Spöttel, W.: Schädelasymmetrie als Folge einseitiger Kaumuskel-tätigkeit. Zool. Anz. **71**, 11/12 (1927).
- Starck, D.: Morphologische Untersuchungen am Kopf der Säugetiere, besonders der Prosimier, ein Beitrag zum Problem des Formwandels des Säugerschädels. Ztschr. wiss. Zool. **157** (1954).
- Stengel, H.: Gibt es eine „getrennte Vererbung von Zahn und Kiefer“ bei der Kreuzung extrem großer Kaninchenrassen? Ein experimenteller Beitrag zum sog. „Disharmonienproblem“. Ztschr. f. Tierzüchtung u. Züchtungsbiol. **72** (1958) 3.
- Terentjew, P. W.: Die Anwendbarkeit des Subspeziesbegriffs bei der Erforschung der innerartlichen Variabilität. Sowjetwissenschaft Naturwiss. Beiträge **9** (1958).
- Vau, E.: s. Herre, W., Acta ant. **19** (1953).
- Washburn, S. L.: The relation of the temporal muscle to the form of the skull. Anat. Rec. Philadelphia **99** (1947).
- Weber, M.: Die Säugetiere. Gustav-Fischer-Verlag, Jena, **1** und **2** (1927 — 1928).
- Wildungen: Neujahrsgeschenk für Forst- und Jagdliebhaber (1799).
- Wilson, E. O., und W. L. Brown: The case against the trinomen. System. Zool. **3** (1954) 174—176.
- Winge, H.: The Interrelationships of the Mammalian Genera. **II**, Kopenhagen 1941.
- Zavattari, E.: s. Herre, W., Acta ant. **19** (1953).

Dr. Dieter Bährens,  
Institut für Haustierkunde,  
Kiel, Neue Universität,  
Ohlshansenstraße 40—60



## Buchbesprechung

Müller, A. H., Lehrbuch der Paläozoologie. 3 Bde.

Band I Allgemeine Grundlagen, XII, 322 S., 177 Abb., Gr.-8°, 1957. Geb. 32,20 DM.

Band II Invertebrata Teil 1: Protozoa — Mollusca. XV, 566 S., 652 Abb., Gr.-8°, 1959. Geb. 74,— DM.

Gustav Fischer, Jena.

Erfreulicherweise ist das Werk groß angelegt. Es bedarf keiner Begründung, daß darin sein Wert liegt. Der Forscher und der Student können nicht auf lange Sicht nur von Handbüchern und kurzgefaßten Grundrissen leben, sondern sie bedürfen einer umfangreichen Darstellung, die in breiter Form gesichertes Wissen und Theorien einer Wissenschaft vermittelt. Dies ist um so notwendiger, je rascher eine Wissenschaft ihre Erkenntnisgrenzen verschiebt. Das ist gerade bei der Paläozoologie der Fall, denn die jährlich hinzukommenden neuen Funde ändern im Kleinen wie im Großen das Bild, das wir uns von der Tierwelt und ihren phylogenetischen Zusammenhängen in der geologischen Vergangenheit machen. Darin liegt das so sehr Anregende der Paläozoologie, die leider heute noch an geologischen Lehrstühlen vertreten wird und damit in ihrem Gewicht für die Biologie nicht ganz zur Geltung kommt. Ein solches Werk, wie es der Zoologe und der vergleichende Anatom ebenso dringend brauchten wie der Paläontologe, ist jetzt im Entstehen. Vor allem wird es die helle Freude jener hervorrufen, die genuine stratigraphische Geologen sind und über Paläontologie lesen müssen!

Das Werk, das sehr reichhaltig illustriert ist, gliedert sich in drei Bände. Der erste Band enthält die allgemeinen Grundlagen, der zweite ist den Invertebraten gewidmet und wird in zwei Teilen erscheinen. Der dritte Band, von dem wir sehr hoffen wollen, daß er ebenfalls in zwei umfangreichen Teilen erscheinen wird, soll den Wirbeltieren gewidmet sein.

Der erste Band (Grundlagen) enthält die Klarstellung der begrifflichen Grundlagen, die Geschichte der Paläozoologie, die Fossilisationslehre, Phylogenetik, Ökologie, Physiologie und Taxiologie sowie einen Anhang über die paläontologische Präparation. Besonders geglückt erscheint hierbei der Abschnitt über die Fossilisationslehre. In dem Abschnitt über Phylogenetik wären noch einige allgemeine Fragen zu diskutieren (z. B. Aussterben der Formen, Überleben der Primitivformen u. a.). Vielleicht wäre auch ein Abschnitt über die „Fossilen Gehirne“ zu erwarten gewesen. Doch besteht die Möglichkeit, daß dieser im Wirbeltierband erscheinen wird. Zum ersten Teilband, der den Invertebraten gewidmet ist, kann nicht viel gesagt werden. Der Leser erwartet eine systematische Besprechung der bekannten Formen, die auch in sehr ausführlicher Weise geboten wird. Die zum nötigsten Verständnis wichtigen morphologischen Abschnitte treten sinnvoll daneben zurück. In einem Lehrbuch der Paläozoologie erwartet der Leser keine tiefgründige und auf letzte Höhe gebrachte Morphologie.

Sehr erfreulich ist, daß den Abschnitten Literaturverzeichnisse angefügt sind und daß jeder Band ein Autoren- und Sachverzeichnis hat. — Im ganzen eine hochehrwürdige Bereicherung der deutschen wissenschaftlichen Literatur.

H. Hofer (Gießen)

Berg, L. S., System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische. XI/310 S., 263 Abb., Gr.-8°. VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin 1958. — Leinen 29,— DM.

Das vorliegende Werk ist die Übersetzung aus dem Russischen der zweiten Auflage des bedeutungsvollen Buches, welches von L. S. Berg selbst nur zur Hälfte überarbeitet worden war. Die Übersetzung wurde von Frau Dr. H. Kirchhoff durchgeführt und von W. Gross wissenschaftlich überarbeitet. Das System der fischartigen Wirbeltiere und der Fische hat in den letzten vierzig Jahren unter dem Eindruck des mächtig angewachsenen Fossilmaterials so tiefgreifende Veränderungen erfahren, daß es dem fachlich ferner Stehenden kaum möglich war, sich ein Bild über den gegenwärtigen Stand zu verschaffen, ohne ausgedehnte Literaturstudien zu beginnen. Besonders in deutscher Sprache fehlte eine Übersicht des Systems der Fische. Deshalb ist es ein großes Verdienst des Bearbeiters, Übersetzers und des Verlages, das Werk des verstorbenen russischen Forschers uns nähergebracht zu haben. Das Buch bringt eine klare Übersicht der Formen, wobei bei jeder systematischen Einheit eine kurze morphologische Kennzeichnung eingefügt ist, sowie eine Angabe über das geologische Vorkommen. Die wichtigste Literatur ist angegeben, z. T. durch W. Gross eingefügt worden. Außerordentlich reich und geschickt ausgewählt sind die Abbildungen. Das Buch ist genau das, was der an Fischen arbeitende vergleichende Anatom braucht, in dem es eine schnelle und fachlich sichere Orientierung im System der Fische ermöglicht.

H. Hofer (Gießen)

Haltenorth, Th., Rassehunde — Wildhunde. Herkunft — Arten — Rassen — Haltung. Winters naturwissenschaftliche Taschenbücher Bd. 28. 216 S. mit 80 farbigen Hundeporäts und 30 schwarzweißen Abb. — 1958. Geb. 9,80 DM.

Die Literatur über die Haushunde ist unübersehbar. Es fehlte dennoch ein kurz gehaltenes modernes Buch, in dem das Wesentliche in einer auch für den Laien verständlichen Form gesagt wird. Der Autor hat sich diese Aufgabe gestellt und glänzend gelöst. Er stellt den Haushund, der in zahlreiche Zuchtrassen seit langem gegliedert ist, zunächst in den Gesamtrahmen der Raubtiere und weist darin den phylogenetischen Ort nach. Mit Recht wird die Abstammung vom Wolf vertreten. In weiteren Kapiteln werden der Körperbau und das Wesen des Haushundes behandelt, besonders letzteres scheint dem Referenten sehr gut gelungen zu sein. Einige weitere Abschnitte sind in erster Linie für den Hundefreund und -halter gedacht. Der wichtigste Teil des Buches sind die den verschiedenen Haushundrassen und den Wildhunden gewidmeten, sehr ausführlichen Kapitel, die durch

ausgezeichnete, meist farbige Bilder (H. Diller, München) illustriert werden. — Was interessiert nun den vergleichenden Anatomen an dem Buch? Der Hund ist vielleicht das plastischste Haustier, das der Mensch gezogen hat. Wir meinen damit nicht nur die Tatsache, daß er sich von der Stammform, dem Wolf, morphologisch sehr weit entfernt hat, sondern auch die starke Aufgliederung in Rassen, bis in „Körperbau und Charakter“ hinein. In dieser Hinsicht steht der Haushund einzig unter allen Haustieren da. Man denke nur an den morphologischen Unterschied zwischen Dogge und Pekinese, oder den zwischen Zwerg- und Riesenformen desselben Schlages. Auf charakterliche Unterschiede sei nur hingewiesen. Damit demonstriert der Haushund einen morphologischen Modellfall des gestaltenden Einflusses der Größenbeziehungen. Die Untersuchungen von B. Klatt, die die Grundlage der Fragen der Kopfgestaltung der Säugetiere (z. B. Stirnhöhlenproblem, Knochenkämme, Hirnveränderungen u. a.) darstellen, sind deshalb an Haushundrassen gemacht worden. Das morphologische Problem der Haushundrassen ist von seiten der Anatomen und Zoologen noch längst nicht ausgeschöpft. Hierin liegt der besondere Wert des Buches von Haltenorth, denn derjenige, der solche Untersuchungen unternimmt, muß zuerst wissen, wo er die jeweils untersuchte Rasse einzuordnen hat und woher sie kommt. Darauf gibt Haltenorth ausführlich Antwort.

Das Buch ist deshalb von seiten der Anatomen sehr zu begrüßen. Wir hoffen, daß auch die Veterinäranatomen das Buch ebenso herzlich begrüßen, denen wir den leisen Vorwurf nicht ersparen können, daß die Anatomie der Haushundrassen, wenigstens der wichtigsten Wuchsformen, noch nicht geschrieben ist.

H. Hofer (Gießen)

---

Verantwortlich für die Schriftleitung: Prof. Dr. Günther Hertwig, Halle (Saale), Große Steinstraße 51 — Verlag: Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.-G., Leipzig C 1, Sternwartenstraße 8, Fernruf 2 78 36

Lizenz-Nr. 5045 des Ministeriums für Kultur der Deutschen Demokratischen Republik  
Herstellung: III-9-5 VEB Landesdruckerei Sachsen, Dresden A 1 1729

## Development of the Skull in Catfishes

### Part III — The development of the chondrocranium in *Heteropneustes fossilis* (Bloch) (Heteropneustidae) and *Clarias batrachus* (Linn) (Clariidae)

By

H. R. Srinivasachar<sup>1</sup>

With 20 Figures and 1 Table

(Received 20th of December 1959)

#### Introduction

A developmental study of skull in the siluroids has been confined for the most part to isolated stages. Pollard (1895), McMurrich (1884) and Ryder (1887) have given incomplete descriptions of the skull of some of the siluroid members. Kindred (1919) described in greater detail the chondrocranium and skull of the American catfish, *Amiurus*. I have given accounts of the development of chondrocranium in a number of Indian catfishes *Silonia*, *Pangasius*, *Ailia*, *Mystus* and *Rita* (Srinivasachar 1956, 1957) with a view to find out whether the chondrocranial features could throw any light on the systematics of the group, as none of the above authors has described the early development of the chondrocranium of any catfish. The reason may be that suitable material was not available as the eggs of the catfish sink to the bottom.

The present study of *Heteropneustes* has been undertaken to fill the lacuna in our knowledge of particularly the early development of catfish skull and also to see if the characters exhibited by the early skull would help in tracing the evolution of Siluroids.

---

<sup>1</sup> Present Address: Dr. Senckenbergisches Anatomisches Institut der Universität, Frankfurt a. M.

### Material and methods

The material for this study consisted of stages ranging from 3 mm. (just hatched fry) to 17 mm. of *Heteropneustes* and similar stages of *Clarias*. The fertilised eggs of *Heteropneustes* and of *Clarias* were placed at my disposal by Dr. L. S. Ramaswami and Dr. B. I. Sundararaj and I am deeply grateful to them.

The fry were reared in the laboratory in order to get a closely graded series of stages for study. They were fixed in Bouin's fluid, 4% formalin, neutral formalin, Cornoy and Zenker fixatives. Normally transverse and longitudinal sections were cut at 10 micra and stained in Mallory's triple, Iron Haematoxylin, Delafield Haematoxylin and Haemalum stains. The following embryonic stages of each of the members have been examined.

Stage	Period of hatching	Head-length	Body-length	Remarks
<i>A. Heteropneustes fossilis</i> (Bloch)				
1.	1 hours after hatching ..	0.5 mm.	3.0 mm.	L. S. & T. S.
2.	12 hours after hatching. ..	0.6 mm.	3.5 mm.	Wax model
3.	24 hours after hatching ...	0.7 mm.	4.0 mm.	Wax model
4.	36 hours after hatching. ..	0.8 mm.	4.5 mm.	Wax model
5.	48 hours after hatching. ..	0.9 mm.	5.0 mm.	Wax model
6.	72 hours after hatching. ..	1.0 mm.	6.0 mm.	Wax model
7.	five days old. ....	1.1 mm.	7.0 mm.	Wax model
8.	ten days old. ....	1.4 mm.	8.0 mm.	T. S.
9.	twelve days old. ....	1.6 mm.	10.0 mm.	T. S.
10.	fifteen days old. ....	2.0 mm.	12.0 mm.	Wax model
11.	twenty days old. ....	2.5 mm.	17.0 mm.	Wax model
<i>B. Clarias batrachus</i> (Linn)				
1.	12 hours after hatching. ..	0.6 mm.	3.5 mm.	T. S.
2.	48 hours after hatching. ..	1.2 mm.	7.0 mm.	Wax model
3.	96 hours after hatching. ..	1.8 mm.	10.0 mm.	T. S.
4.	ten days old. ....	1.9 mm.	12.0 mm.	van Wijhe
5.	fifteen days old. ....	2.1 mm.	15.0 mm.	Wax model
6.	twenty one days old. ....	2.8 mm.	18.0 mm.	T. S. and van Wijhe

Fry were also procured from the natural habitat (i. e., Bellandur tank and Lalbagh tank, Bangalore) for the sake of comparison with those hatched in the laboratory and I found practically no difference in their development. In several cases wax model reconstructions were made from the series of longitudinal and transverse



sections. van Wijhe's technique was also employed by using toluidine blue for staining and Benzyl benzoate for clearing the material. In advanced stages differential staining in toto for bone and cartilage as modified by Williams (1941) and Bechtol (1948) was employed.

### Observations

#### A. Morphology of the chondrocranium of *Heteropneustes*

Stage 1: total length 3.0 mm. (Fig. 1).

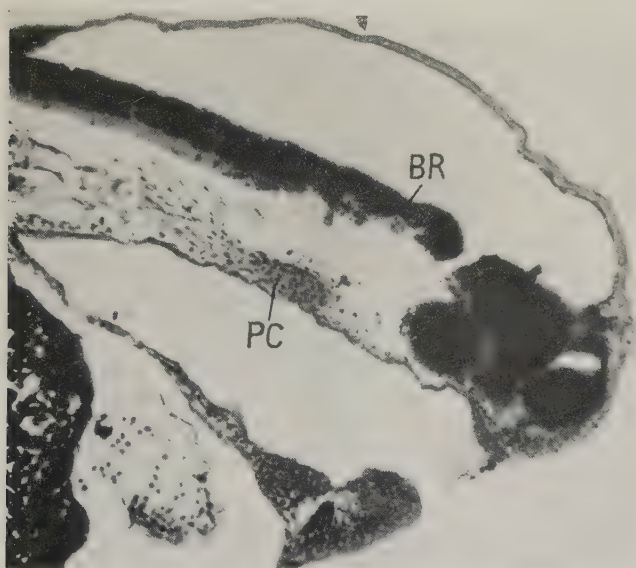


Fig. 1. Photomicrograph of longitudinal section of embryo of *Heteropneustes fossilis* (Bloch). Stage 1. (total length 3 mm.) X 125

This is the earliest stage in the study of the development of skull. In the neurocranium the cartilaginous parachordals are developed on either side of the anterior end of the notochord. The trabecular rudiments are still mesenchymatous and are anteriorly in contact with the mesenchymatous 'plaque' from which they are being formed. The parachordals (pc) have chondrified earlier than the trabeculae.

In the visceral arch skeleton the chondrification is still lacking.

Stage 2: total length 3.5 mm. (Fig. 2 and 3).

In the primordial cranium, the parachordals (Fig. 2, 3, pc) have grown both backwards and forwards. Anteriorly the trabeculae (tc) have developed and now fused with the parachordals behind the hypophysis. Separate polar cartilages are not noticed between the trabeculae and parachordals. The parachordals extend mesially to the auditory sac (Fig. 3, as) in the form of thin plates and no trace of segmentation has been noticed. The notochord (Fig. 2, 3, n) is a large cylindrical rod which is pointed anteriorly and is bent in the form of a sigma posteriorly.

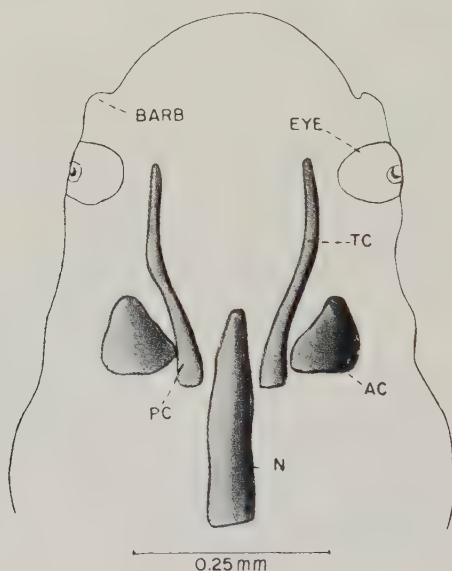


Fig. 2. Dorsal view of the chondrocranium of 3.5 mm. stage of *Heteropneustes fossilis* (Bloch). The outline of the body has been shown. Wax model

A rudiment of the cartilaginous auditory capsule (Fig. 2, 3, ac) is noticed on the ventro-lateral region of the auditory sac. This is a thin plate slightly bent upwards in the region of its articulation with the hyomandibula (Fig. 3, hm). The connections of these cartilages with the parachordals are still prochondral.

In the viscerocranium, chondrification has taken place in some of the elements of the arches. Meckel's cartilages (Fig. 3, mc) are developed in the lower jaw which are in the form of cylindrical cartilages, anteriorly bent downwards. The bending of Meckel's

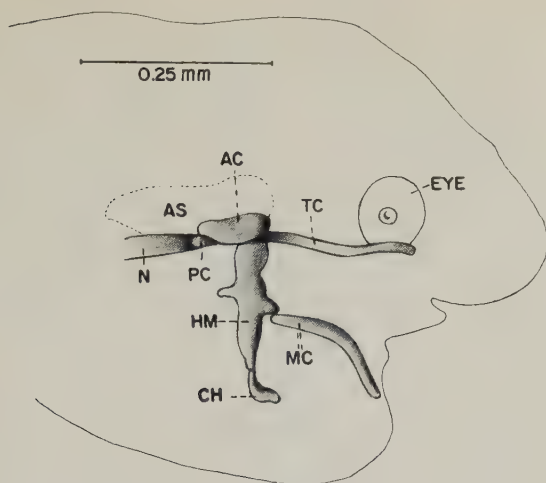


Fig. 3. Lateral view of the chondrocranium of the same

cartilage appears to be a significant feature in the development of the chondrocranium at this stage because the mouth at this stage is seen on the ventral side. The dorsal half of the first visceral arch, — the palatoquadrate is represented by a small quadrate which gives articulation for Meckel's cartilage. The quadrate and the hyomandibula arise as a single thin vertical plate-like cartilage, articulating with the antero-lateral region of the rudiments of the auditory capsule. Posteriorly the hyomandibula-quadrate cartilage possesses a small projection representing the opercular process of the hyomandibula. The hyomandibula is connected ventrally with a tiny rod-like ceratohyal (ch).

Stage 3; total length 4.0 mm. (Fig. 4).

There is a general differentiation of the various elements of the neurocranium previously developed. The trabeculae have extended anteriorly and are slightly expanded in the ethmoid region. The parachordals (Fig. 4, pc) have now further developed and extends mesially joining the median notochord (n) and laterally they are connected to the auditory capsule by a bridge which can be designated as the anterior basicapsular commissure (abc). The auditory capsule (ac) at this stage shows anteriorly a small projection which is the postorbital process (pob) of the auditory capsule.

In the visceral skeleton the hyomandibula-quadrate is further

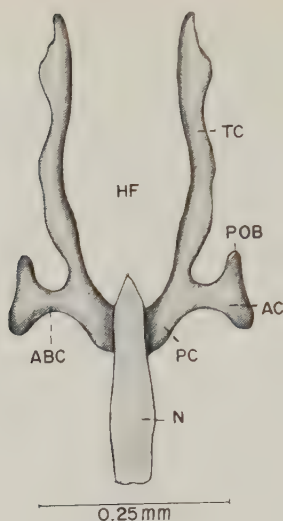


Fig. 4. Dorsal view of the chondrocranium of 4 mm. stage of *Heteropneustes fossilis* (Bloch).  
Wax model

developed and the ceratohyal extends anteriorly to meet the fellow of the opposite side.

Stage 4: total length 4.5 m. (Fig. 5 and 6).

There is considerable growth in the chondrocranium at this stage. The trabeculae (Fig. 5, tc) in the ethmoid region are expanded but

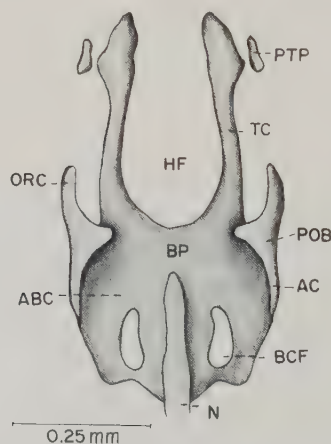


Fig. 5. Dorsal view of the chondrocranium of 4.5 mm. stage of *Heteropneustes fossilis* (Bloch). Wax model

have not joined anteriorly. The trabeculae enclose a large hypophysial fenestra (hf) in front of the parachordals (bp) but an anterior boundary is lacking. The parachordals have fused in front of the notochord (n) forming a basal plate. Posteriorly the parachordals have enclosed a basicapsular fenestra (bcf) and the anterior basicapsular commissure (abc) has greatly increased. The posterior boundary for the anterior basicapsular fenestra is a thin cartilage which represents the basivestibular commissure. The glossopharyngeal and vagus nerves pass behind the basivestibular commissure.

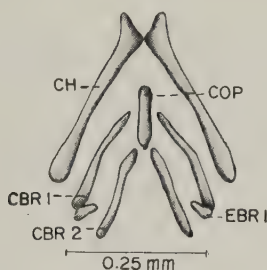


Fig. 6. Hyobranchial skeleton of 4.5 mm. stage of *Heteropneustes fossilis* (Bloch).  
Wax model

The auditory capsule is further developed and in the region of the anterior semicircular canal the auditory capsule extends laterally and dorsally and the cavum labyrinthii communicates with the cavum cranii.

The notochord at this stage does not extend into the hypophysial fenestra. It is remarkable to notice the absorption of the notochord beyond the hypophysial fenestra in such an early stage in the development of the chondrocranium.

In the visceral skeleton the pterygoid process (Fig. 5, ptp) has chondrified independently on either side of the expanded region of the trabeculae in the form of tiny rods. At this stage the pterygoid process is not connected with the ethmoid region. The hyomandibula-quadrata has developed into a large plate-like cartilage enclosing the ramus hyomandibularis facialis, and thus the nerve is seen to pass through a foramen in the hyomandibula. The ceratohyals (Fig. 6, ch) are fused with each other anteriorly and separate hypophyals are not distinct. In the branchial arches, a small median copula (cop) is developed and in connection with the copula, the



first two branchial arches are noticed. In the first branchial arch, ceratobranchs (cbr 1—2) and epibranchs (ebr1) are seen.

Stage 5: total length 5.0 mm. (Fig. 7, 8 und 9).

The trabeculae (Fig. 7, 8, tc) are now entirely cartilaginous and anteriorly they extend to the ethmoid region. They are expanded in the ethmoid region but have not formed the trabecula communis. Posteriorly on each side of the expanded portion of trabecula behind the position of the nasal sac, a vertical piece of cartilage is noticed. This represents the rudiment of the lamina orbitonasalis (Fig. 7, 8, lon). The trabeculae extends posteriorly around the hypophysis and has fused with the parachordals. The parachordal at this stage has greatly developed and the notochord (Fig. 7, n) has further receded backwards from the hypophysial fenestra (hf). Anteriorly the notochord is dorsal in position and is wedge-shaped in transverse section. On each side the parachordals have fused with the auditory capsules (Fig. 7, 8, ac) both in front and behind the basicapsular fenestra (bcf).

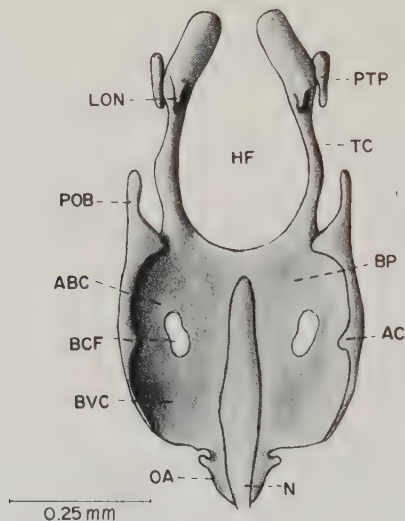


Fig. 7. Dorsal view of chondrocranium of 5 mm. stage of *Heteropneustes fossilis* (Bloch).  
Wax model

The auditory capsules are further developed and occupy almost the whole of the ventral and lateral surfaces of the auditory sacs. Extending anteriorly from each auditory capsule is a small cylindri-

cal piece of cartilage, the postorbital process (Fig. 7, 8, pob) of the auditory capsule. This process is not united with the lamina orbitonasalis (lon) and has further grown forwards than in the previous stage. At this stage in the orbitotemporal region the optic, oculomotor, abducens and branches of trigeminal and facial nerves pass dorsal to the trabecula through the sphenoid fissure which lacks an anterior boundary.

In the occipital region, the parachordal becomes much thinner on either side of the notochord behind the region where the vagus nerve passes out and just in this region a pair of vertical processes of cartilages are noticed. These are the rudiments of the occipital arches (Fig. 7, 8, oa). They project obliquely upwards from the posterior end of the basal plate. At this stage the glossopharyngeal and vagal foramina are not delimited posteriorly. These nerves leave the cranium in front of the rudiments of the occipital arches and behind the auditory capsules.

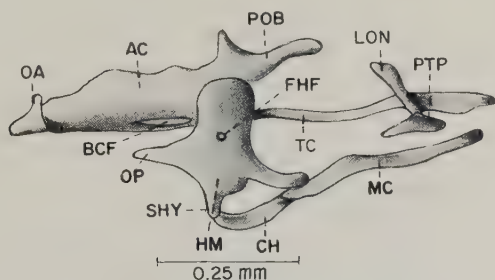


Fig. 8. Lateral view of the chondrocranium of the same

In the visceral skeleton, considerable development has taken place. In the first visceral arch the pterygoquadrate is represented by a small piece of cartilage, — the pterygoid process (Fig. 7, 8, ptp) which has chondrified independently. This independent pterygoid process is connected by its middle region to the expanded portion of the trabecula in the region of the rudiment of the lamina orbitonasalis. The quadrate (Fig. 8, qu) which has arisen in the previous stage as a fused structure with the hyomandibula (hm) has grown forwards and gives articulation to the ventral Meckel's cartilage (mc). Meckel's cartilage has increased considerably in length and the bend seen in stage 2, is now completely straight consequent on the shifting of the mouth forwards from the ventral side. Each

half of Meckel's cartilage is in the form of a cylindrical rod which shows a slight elevation in front of the region of articulation representing the processus coronoideus. Meckel's cartilages anteriorly are fused with each other and posteriorly on each side shows a small process behind the region of articulation the processus retroarticularis.

In the second visceral arch the hyomandibular plate is further developed and articulates in the region of the postorbital process and anterior semicircular canal of the auditory capsule. The hyomandibular branch of the facial nerve passes in a foramen (Fig. 8, fhf) in the hyomandibular cartilage. The opercular process of the hyomandibular (op) is now little more pronounced than in the previous stage. Ventrally the interhyal (shy) which arises as a fused piece is further developed and connects with the posterior end of the ceratohyal (Fig. 8, 9, ch).

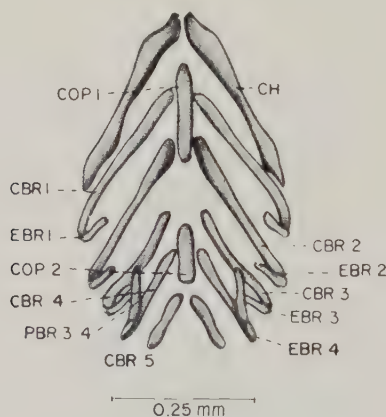


Fig. 9. Hyobranchial skeleton of 5 mm. stage of *Heteropneustes fossilis* (Bloch).  
Wax model

In the hyoid cornu greater development has taken place. The ceratohyals have grown forwards, the basihyal is represented by the anterior end of the fused basibranchials forming copula communis (Fig. 9, cop 1). The hypohyals have developed on either side of the anterior end of the copula 1. All the five branchial arches are developed. A copula 2 (cop 2) is developed in connection with the fourth branchial arch. All the four branchial arches show

both ceratobranchs (cbr 1-4) and epibranchs (ebr 1-4). The pharyngobranchs (pbr 3, 4) are developed in the third and fourth branchial arches and they are fused with each other. The fifth arch is represented by a pair of small ceratobranchs (cbr 5), posterior to the second copula.

Stage 6: total length 6.0 mm. (Fig. 10 and 11).

The chondrocranium has further developed in this stage. The trabeculae (Fig. 10, 11, tc) anteriorly have fused to form an ethmoid plate (ep) (trabecula communis). The laminae orbitonasales (lon) have grown dorsally. The orbital cartilages (orc) have extended forwards and meet the laminae orbitonasales dorsally and extend ventrally to become continuous with the trabecula communis, thus forming a small preoptic root (Fig. 10, pop) of the orbital cartilage and it forms the anterior boundary for the sphenoid fontanelle. The ethmoid plate forms the anterior limit for a large hypophysial fenestra (hf).

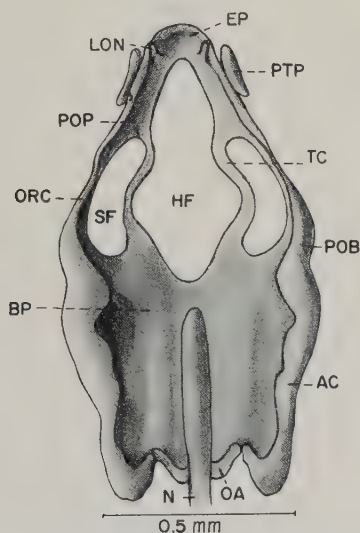


Fig. 10. Dorsal view of the chondrocranium of 6 mm. stage of *Heteropneustes fossilis* (Bloch). Wax model

The parachordals have completely fused in the middle line to form a basal plate (Fig. 10, bp) in front of the notochord (n). The basicapsular fenestra observed in the previous stage is now completely filled up and the basal plate is quite extensive. The distinc-

tion between the anterior basicapsular commissure and the basi-vestibular commissure cannot be made out in this stage. The auditory capsules (Fig. 10, 11, ac) have grown both anteriorly and posteriorly and the dorsal surface of the labyrinth is now covered throughout its length. But the cavum labyrinthii communicates with the cranial cavity extensively.

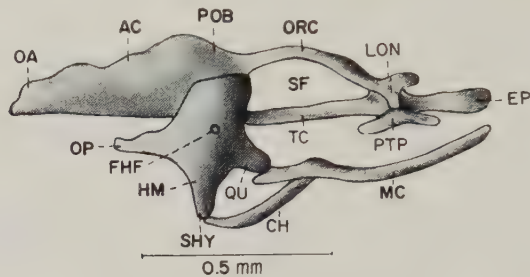


Fig. 11. Lateral view of the same

The occipital arches (Fig. 10, 11, oa) are now more pronounced than in the previous stage. They are almost continuous with the auditory capsules leaving a gap between them for the exit of the glossopharyngeal and vagus nerves.

In the visceral skeleton the pterygoid process (Fig. 10, 11, ptp) in the middle region shows a slight process for the articulation with the lamina orbitonasalis. The hyomandibula (Fig. 11, hm) has further grown and possesses three processes as it were: an anterior or the quadrate process giving articulation with Meckel's cartilage (mc), a ventral, the interhyal (shy) connecting the ceratohyal (ch) and a posterior process representing the opercular process (op). The hyomandibular branch of the facial nerve passes through a foramen (fhf) as in the previous stage. Meckelian cartilages have increased considerably and have fused anteriorly. In the branchial arches prominent changes are not noticed in this stage.

Stage 7: total length 7.0 mm. (Fig. 12 and 13).

The ethmoid plate (Fig. 12, 13, ep) is now broad anteriorly and shows slight lateral extensions which represent the floor for the nasal sacs. The lamina orbitonasalis (lon) has further developed and dorsally shows a groove for the passage of the ophthalmic branch of the trigeminal nerve.



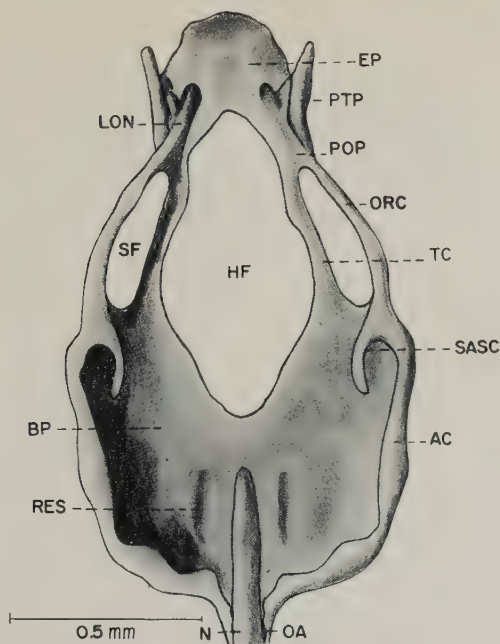


Fig. 12. Dorsal view of the chondrocranium of 7 mm. stage of *Heteropneustes fossilis* (Bloch). Wax model

The orbital cartilage which was rod-like, now shows slight ventral extension and anteriorly extends in front of the lamina orbitonasalis. The preoptic root (Fig. 12, 13, pop) of the orbital cartilage further extends slightly posteriorly and the hypophyseal fenestra (Fig. 12, hf) is still large. A pair of depressions (Fig. 12, res) is noticed on either side of the notochord in the middle region of the basal plate for the accommodation of the sacculi of the internal ears.

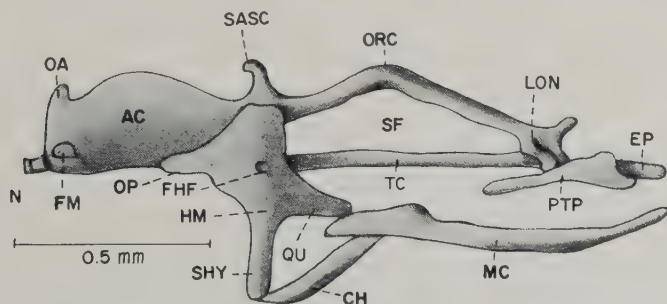


Fig. 13. Lateral view of the chondrocranium of the same

The auditory capsules have grown completely on the dorsal side of the labyrinth and anteriorly the septum semicircularis anterior (Fig. 12, 13, *sasc*) is noticed, separating the anterior semicircular canal. Posteriorly the auditory capsules become continuous with the occipital arches (*oa*). The occipital arch forms a sort of posterior boundary for the jugular foramen (*fissura metotica*) (*fm*) for the passage of the glossopharyngeal and vagus nerves.

In the visceral arches, the pterygoid process (Fig. 12, 13, *ptp*) in this stage has extended backwards and anteriorly it is slightly swollen. The pterygoid process supports the cartilage of the maxillary barbel. The coronoid process of Meckel's cartilage is little more prominent. The articulation of the hyomandibula with the chondrocranium is confined to the postorbital process and the region of the anterior semicircular canal of the auditory capsule.

Stage 9: total length 10.0 mm.

Anteriorly in the ethmoid plate a thin median process projects upwards in front of the olfactory nerve. This process represents the rudiments of the lamina precerebralis (mesethmoid of Norman 1926). The orbital cartilages are well developed with ventral extensions, than in the previous stage. The hypophysial fenestra is slightly reduced by the posterior extension of the ethmoid plate. The sphenoid fontanelle is also reduced by further development of the preoptic root of the orbital cartilage. The branchial arches are almost completely developed. The pharyngobranchs in connection with the first and second branchial arches are not developed.

Stage 10: total length 12.0 mm. (Fig. 14 and 15).

In the ethmoid region the lamina precerebralis (Fig. 14, 15, *lpc*) is now thick and shows anteriorly a pair of small prominences which could be regarded as the rudiments of the ethmoid cornua (*etc*). Behind the lamina precerebralis the side wall of the ethmoid plate is pierced by the olfactory nerve. At this stage the olfactory foramen (Fig. 15, *foe*) is small. The preoptic root of orbital cartilages (*pop*) are now extensive and the trabeculae (*tc*) are plate-like cartilages. The sphenoid fissure (*sf*) behind the preoptic root gives exit to the optic, oculomotor, abducens and branches of trigeminal and facial nerves.

The parachordals have fused extensively forming the basal plate (Fig. 14, *bp*) and notochord (*n*) has considerably receded. The glossopharyngeal nerve now gains exit separately in the posterior

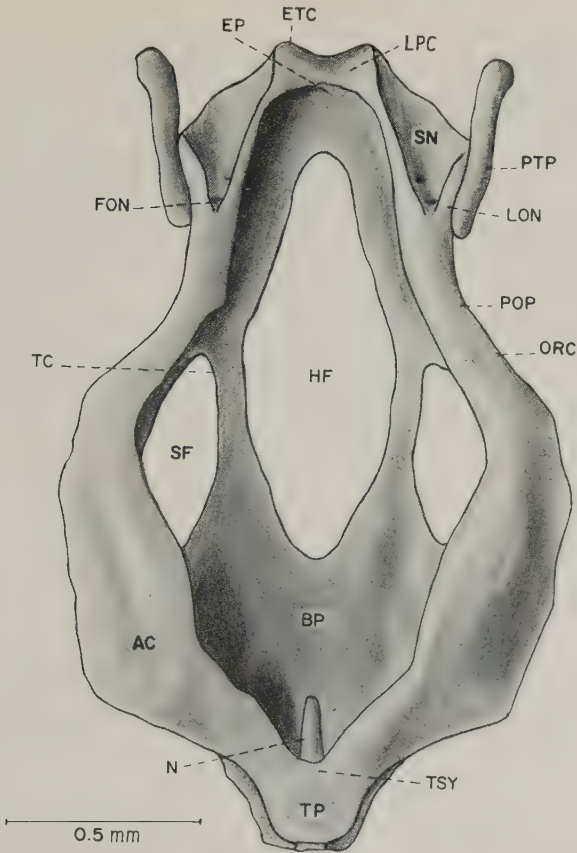


Fig. 14. Dorsal view of the chondrocranium of 12 mm. stage of *Heteropneustes fossilis* (Bloch). Wax model

end of the parachordals. The auditory capsules (Fig. 14, 15, ac) are complete and show slight prominences dorsally for the anterior, lateral and posterior semicircular canals. All the three septa separating the semicircular canals are developed. The two auditory capsules are connected dorsally by a thin tectum synoticum (Fig. 14, tsy) in the posterior end.

The occipital arches are almost completely developed and they meet dorsally to form a tectum posterius (Fig. 14, tp) which is continuous anteriorly with the tectum synoticum of the auditory capsules.

In the visceral skeleton the pterygoid process which chondrified independently in the earlier stages has now grown backwards but

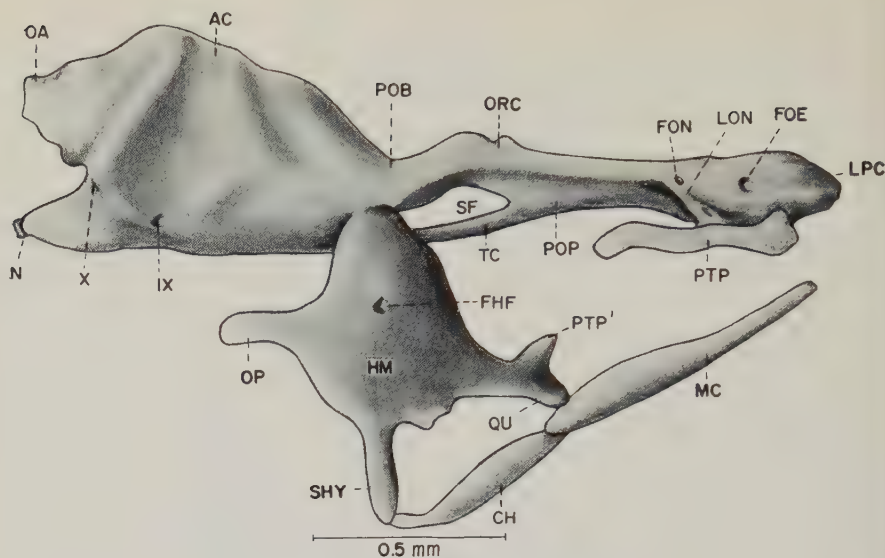


Fig. 15. Lateral view of the same

does not join the quadrate posteriorly. The quadrate (Fig. 15, qu) continues to remain fused with the hyomandibula and this region has grown forwards carrying Meckel's cartilage with it. The quadrate shows slight anterior extension which is the processus pterygoideus (ptp') of the quadrate. The hyomandibula (hm) has further grown into fairly large plate and articulates in the region of postorbital process of the orbital cartilage and the region of the anterior semicircular canal of the auditory capsule. The hyomandibular branch of the facial nerve passes through a foramen in hyomandibula as observed in the previous stage. Of the other elements of the hyoid arch, the hypohyals are not distinct from the ceratohyal and the ceratohyal is enlarged posteriorly at the region of contact with the interhyal of the hyomandibula.

In the branchial arches, all the five branchial arches are well developed. The pharyngobranchs of both the third and fourth branchial arches are fused with each other. The median copula consists of two pieces, the anterior one continuous with the two hypohyals.

Stage 11: total length 17.0 mm. (Fig. 16, 17 and 18).

(Fully formed chondrocranium).

The chondrocranium is now fully formed and certain ossifications seen in the previous stage are now more pronounced and an account of these will be reported separately. It shows all the characters of a typical siluroid chondrocranium noticed in other catfishes studied except for a roofing cartilage in the mid-orbital region. Dorsally a large fontanelle is noticed between the auditory and ethmoid regions.

**Occipital region:** The occipital arches (Fig. 17, oa) have indistinguishably fused with the posterior end of the auditory capsules (Fig. 16, 17, ac) and no demarcation between them can be made out in the chondrocranium. The occipital arches as described earlier, have fused dorsally to form the tectum posterius (Fig. 16, tp) which is continuous with the tectum synoticum (tsy) of the auditory capsules.

**Auditory region:** The auditory capsules are completely formed and they are in the form of large cartilaginous masses forming the side walls for the cranium in the posterior region. A foramen for the exit of the otic branch of the facial nerve is absent and consequently the nerve passes dorsal to the auditory capsule. The cavity of the auditory capsule communicates with the cranial cavity in the middle region behind the septum semicircularis anterior separating the semicircular canal. As already noticed in the earlier stage, all the three septa, the septum semicircularis anterior, laterale and posterius are well developed. The auditory capsules are fused with the parachordals throughout the length and basicapsular fenestrae are absent. Hence it is not possible to demarcate clearly the line of division between the anterior basicapsular commissure and the basivestibular commissure. The glossopharyngeal nerve passes in the posterior end of the basal plate (Fig. 16, bp) in front of the occipital arch. But the vagus nerve passes in a separate foramen (Fig. 17, X) (jugular foramen) between the posterior end of the auditory capsule and occipital arch behind the glossopharyngeal foramen (IX). The vagus nerve passes in a gap which has been closed behind by the extension of the occipital arches. As stated earlier the two auditory capsules are joined in the posterior end by a thin tectum synoticum which is continuous with the roof of the occipital arches. The notochord (Fig. 17, n) here has further receded backwards almost to the level of the tectum synoticum of the auditory capsules. Posteriorly on either side of the notochord deep grooves for the accommodation of sacculi are noticed in the



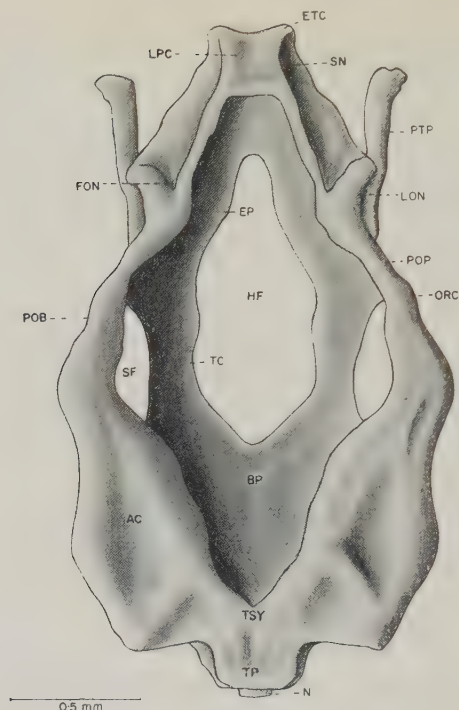


Fig. 16. Dorsal view of the fully formed chondrocranium of *Heteropneustes fossilis* (Bloch). Wax model. Total length 17 mm

basal plate. The notochord anteriorly is almost enclosed in the basal plate and posteriorly becomes more or less intercranial in position.

**Orbito-temporal region:** The orbital cartilages (Fig. 16, 17, orc) which are massive cartilages form the dorso-lateral boundary of the orbital region. These cartilages have extended ventrally to fuse with the trabeculae behind the lamina orbitonasalis (lon) to form extensive preoptic root (pop) of the orbital cartilages. These cartilages are not pierced by any nerve foramina and the preoptic fontanelles noticed in some of the siluroids are absent. The ventro-lateral boundary of the orbital region is formed by trabeculae (Fig. 16, 17, tc) which are in the form of flat plate-like cartilages and form outer boundary for the hypophyseal fenestra (Fig. 16, hf). Behind the preoptic root of the orbital cartilage and in front of the anterior basicapsular commissure is a large sphenoid fontanelle (Fig. 16, 17, sf) through which passes the majority of the nerves, the optic, oculomotor, trigeminal, abducens and facial nerves as

in other siluroids. Dorsally the orbital cartilages are fused with the anterior part of the auditory capsule and the region could be recognised as the postorbital process (pob) of the orbital cartilage. The rectus muscles are attached to the lateral surface of the trabeculae behind the orbit and a myodome is completely absent. The carotid artery becomes intracranial by passing medially to the trabeculae.

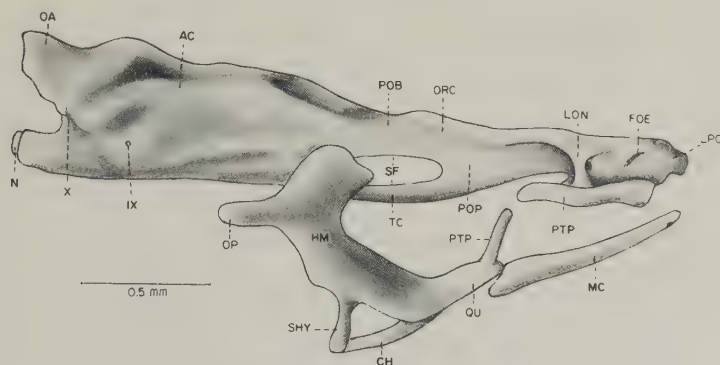


Fig. 17. Lateral view of the same

**Ethmoid region:** This part of the chondrocranium is greatly developed over the previous stage described. Anteriorly the ethmoid cornua (Fig. 16, etc) are quite prominent and an indentation separates the two cornua. The lamina precerebralis (Fig. 16, 17, lpc) is broad and forms the anterior boundary for the cranial cavity. It does not extend posteriorly as an internasal septum as noticed in 32 mm. stage of *Amiurus* (Kindred 1919). The lamina could be considered as virtually a nasal septum expanded in the lateral direction. The olfactory lobes of the brain are now pushed backwards very near the posterior end of the ethmoid plate on account of the backward growth of the lamina precerebralis. The olfactory foramen (Fig. 17, foe) is very much reduced when compared with the other siluroids described. The foramina are actually found on the side walls of the ethmoid plate. The sphenoseptal commissure has not been noticed during the development of chondrocranium. The ethmoid plate which is quite extensive is formed by the large plate-like trabeculae in front of the hypophyseal fenestra. Anteriorly the ethmoid plate forms the floor for the anterior part of the brain

where the olfactory lobes are situated. Somuch so the olfactory lobes lie very close to the nasal organs. The ethmoid plate extends laterally forming a sort of floor for the nasal sacs. These extensions could be regarded as the solum nasi (Fig. 16, sn). The solum nasi occupies about one third of the floor of nasal sacs. In *Silonia*, *Pangasius* and *Ailia* (Srinivasachar 1956) the solum nasi almost covers the entire surface of the nasal sacs. The ethmoid plate ventrally is concave in the middle region. The lamina orbitonasalis (Fig. 16, 17, lon) is now completely developed and is quite thick forming the posterior boundary for the nasal sacs. There are two foramina in the lamina orbitonasalis on each side and ophthalmic branch of the trigeminal nerve passes in the dorsal foramen (fon) and in the ventral one a blood vessel passes. Ventrally the lamina orbitonasalis shows a slight concavity for the articulation of the pterygoid process of the pterygoquadrate bar.

Visceral arches: In the first visceral arch, the pterygoid process which chondrified independently continues to remain independent and articulates with lamina orbitonasalis in the ethmoid region. The pterygoid process has slightly extended backwards but does not join the processus pterygoideus (Fig. 17, ptp') which has however, grown forwards. The quadrate (qu) is seen fused with the hyomandibula as observed in the earlier stages. Meckel's cartilage (mc) articulates with the quadrate and the retroarticular process is not prominent posteriorly and anteriorly the two meckelian cartilages fused with each other. The coronoid process in front of the region of articulation is not pronounced.

In the second visceral arch the hyomandibula (Fig. 17, hm) which is fused with the quadrate has become a narrow vertical plate articulating in the anterior part of the auditory capsule and post-orbital process. The portion of the cartilage in front of the foramen for the hyomandibular branch of the facial nerve has broken down in the hyomandibular cartilage somuch so the nerve now passes in a gap in front of the cartilage. The hyomandibula extends posteriorly as the opercular process (op) supporting the operculum and ventrally has another extension representing the interhyal (shy) which connects it with the ceratohyal (Fig. 17, 18, ch).

In the hyoid cornu the hypohyal (Fig. 18, hyh) though not distinct from the ceratohyal, is continuous with the fellow of the opposite side and appears to be fused with the anterior end of the copula (cop 1). The ceratohyal portion increases enormously in the

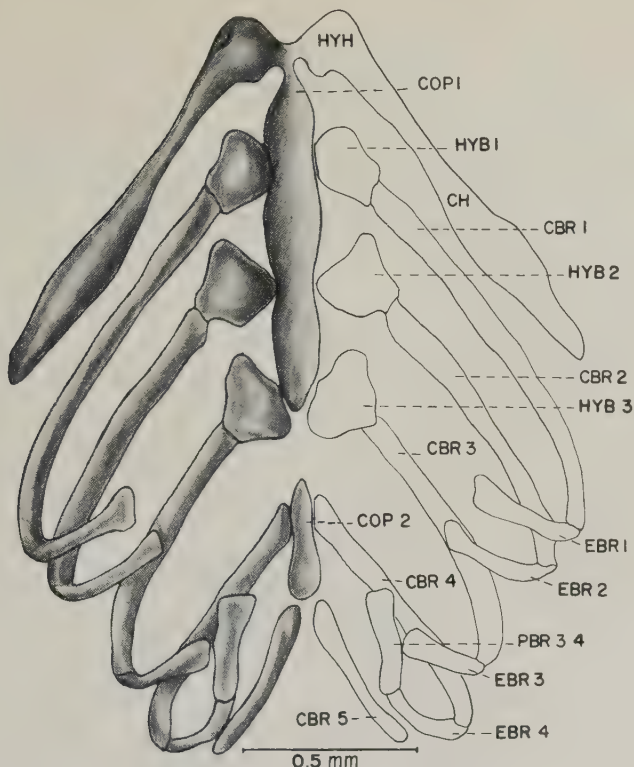


Fig. 18. Hyobranchial skeleton of the same

posterior region and becomes narrow at the region of attachment with the interhyal.

In the branchial arches the basibranchs have fused to form the copula which consists of two pieces of long cartilages (Fig. 18, cop 1, cop 2). The anterior one, — the first copula anteriorly is fused with the hypohyals and the first three branchial arches arise at regular intervals from it. The first two branchial arches possess distinct hypo- (hyb 1—2), cerato- (cbr 1 -2) and epi-branches (ebr 1—2), the pharyngobranchs being absent. The third branchial arch has all the elements, but the pharyngobranch is fused with the similar element of the fourth arch. The fourth branchial arch arises in relation with the second copula and does not possess distinct hypobranchs but the epibranch (ebr 4) is clearly demarcated from the ceratobranch (cbr 4). The fifth arch arises posterior to the second copula and consists of a pair of cylindrical ceratobranchs (cbr 5).

B. Morphology of the chondrocranium of *Clarias*

Total length: 15 mm. (Fig. 19 and 20)

The general development of the chondrocranium is similar to *Heteropneustes* described and hence I do not propose to describe the chondrocranium in detail in *Clarias*. I have given below the salient features of the chondrocranium of *Clarias*.

The chondrocranium is almost fully formed in 15 mm. stage and certain ossifications can be made out in this stage.

The occipital arches appear to be continuous with the posterior end of the auditory capsules and they do not meet dorsally to form

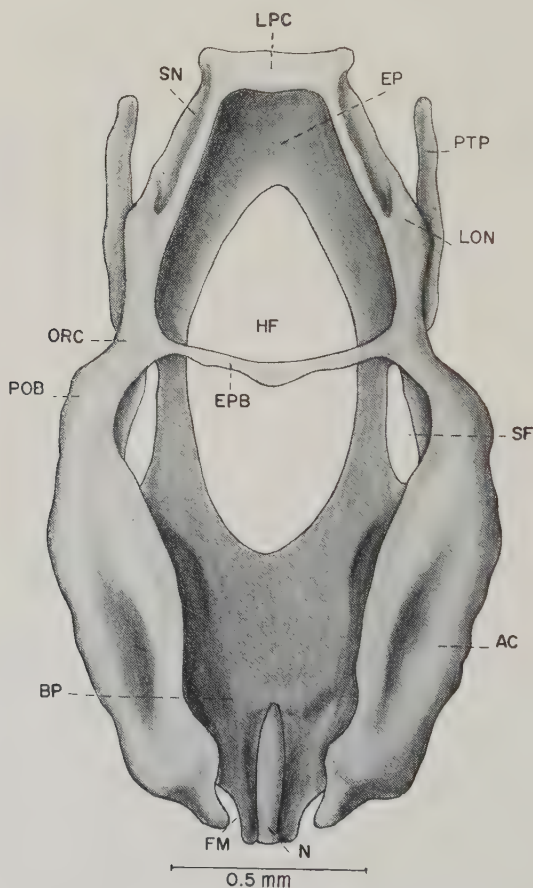


Fig. 19. Dorsal view of the chondrocranium of *Clarias batrachus* (Linn.). Total length 15 mm. Wax model



a tectum posterius in the 15 mm. stage. However, a thin tectum posterius can be made out in some of the older stages (18 mm. stage).

The auditory capsules (Fig. 19, 20, ac) do not present any special features but dorsally the two capsules remain apart leaving a large gap between them. The tectum synoticum has not been observed in any stage of the development. Internally all the three septa separating the semicircular canals are noticed. The postorbital process is massive and shows slight bend in front of the auditory capsule. The otic branch of the facial nerve does not pierce any part of the chondrocranium. The auditory capsules externally show enlargements for the three semicircular canals. The cavity of the auditory capsules communicates extensively with the cranial cavity except in the anterior and posterior regions. The basal plate (Fig. 19, bp) is massive and completely fused with the auditory capsule throughout its length. A basicapsular fenestra is absent. The notochord (n) extends to about the half the length of the basal plate and anteriorly it is completely enclosed in the cartilage. On either side of the notochord the grooves for the accommodation of sacculi are not very prominent. The glossopharyngeal nerve passes in a foramen (IX) in the posterior end of the basal plate, but the vagus nerve passes through the fissura metotica (fm) which is not closed from behind.

In the orbito-temporal region, the orbital cartilages (Fig. 19, 20, orc) are quite massive as in other siluroids studied and in the middle region the orbital cartilages are joined by a thin epiphysial bar (epb) which possesses a tiny taenia tecti medialis extending into the posterior fontanelle. The orbital cartilage behind the lamina orbitonasalis is fused to form an extensive preoptic root (pop) which does not show any fontanelle or nerve foramina. A sphenoid fissure (sf) is observed on each side behind the preoptic root of orbital cartilage, giving exit to the optic, oculomotor, trigeminal, abducens and facial nerves as in other siluroids studied. The trabeculae (tc) are plate-like cartilages on either side of the fairly large hypophysial fenestra (hf).

In the ethmoid region, the lamina precerebralis (Fig. 19, 20, lpc) does not show the anterior horn-like ethmoid cornua as seen in *Heteropneustes*. Dorsally the lamina precerebralis is connected with the lamina orbitonasalis (lon) by a pair of sphenoseptal commissures.

The lamina orbitonasalis is thin and does not possess any anterior extensions. The ophthalmic branch of the trigeminal nerve passes in a foramen on the dorsal side of the lamina orbitonasalis and a deep groove is noticed in front for the passage of the nerve. The olfactory foramen (foe) is large and almost occupies three fourths of the ethmoid region. The pterygoid process (Fig. 19, 20, ptp) articulates by a small process with the ventral surface of the lamina orbitonasalis. The trabeculae which have fused anteriorly to form a flat ethmoid plate have their lateral edges slightly raised. The ethmoid plate possesses lateral extensions, - the solum nasi, which form the partial floor for the nasal sacs.

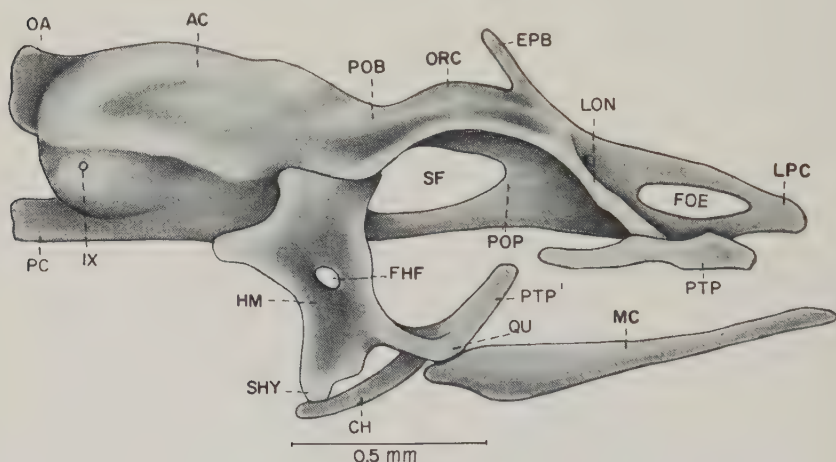


Fig. 20. Lateral view of the same

In the visceral skeleton the pterygoid process is independent of the quadrate (Fig. 20, qu) as in other siluroids studied. The pterygoid process has a small ethmopalatine process articulating with the lamina orbitonasalis. The gap separating the anterior pterygoid process and the posterior part or the processus pterygoideus (ptp') is small. The quadrate is fused completely with the hyomandibula (hm) and it is so even from the early development of the chondrocranium. Meckel's cartilages (mc) meet anteriorly and fuse with each other and posteriorly articulate with the quadrate of each side. A retroarticular process of Meckel's cartilage is practically absent. The hyomandibula articulates as in other siluroids, with

the cranium in the region of postorbital process and the anterior semicircular canal of the auditory capsule and decends vertically in the form of large plate-like cartilage. The posterior opercular extension (op) of the hyomandibula is quite prominent and the ventral extension, the interhyal (shy) joins ceratohyal (ch). The hyomandibular branch of the facial nerve passes through a foramen (fhf) in the hyomandibular cartilage.

The hypohyals which are not separated from the ceratohyals are fused with each other in the middle line as in — *Heteropneustes* but the anterior end of the copula is not continuous with the hypohyals. The branchial arches in most respects resemble those of *Heteropneustes*. However, the hypobranchs of the third arch extend more dorsally to the copula and those of the fourth branchial arches are distinct.

### Discussion

The early development of the chondrocranium of *Heteropneustes* and *Clarias* broadly resembles that of *Salmo* (de Beer 1937). In *Heteropneustes* the parachordals appear earlier than the trabeculae, as noticed in *Lepidosiren* and *Protopterus* (Agar 1906), *Acipenser* (Sewertzoff 1928), *Polypterus* and *Salmo* (de Beer 1931). In *Amiurus*, Kindred (1919) has not been able to note the early development as the earliest stage described by him is 10 mm., when most of the representative cartilages of the chondrocranium have already formed. The polar cartilages are observed as independent pieces of cartilages in *Lepidosteus* (Veit 1911) and *Acipenser* (Sewertzoff 1928) but in *Heteropneustes* and *Clarias* independent polar cartilages are not observed during the development. The parachordals do not show any trace of segmentation and the entire cartilage is formed as a single centre of chondrofication, as in *Salmo* (de Beer 1937) and *Ophicephalus* (Srinivasachar 1953).

Anteriorly the ethmoid plate in later development (12 mm. stage) of *Heteropneustes* show antero-lateral projections, the ethmoid cornua as in *Amiurus* (Kindred 1919), *Mystus* and *Rita* (Srinivasachar 1957). But in all these cases the ethmoid cornua do not give attachment to the pterygoid process of the first visceral arch. Whereas, in *Gasterosteus* (Swinnerton 1902) the pre-ethmoid cornua representing the outturned ends of trabeculae give articulation to the anterior end of the pterygoid process. And in *Amia* (Pehrson 1922) the trabeculae anteriorly have fused to form the broad trabe-

cular plate, the lateral corners form cornua trabecularum with which the anterior ends of the pterygoid processes come in contact. The nasal septum or mesethmoid cartilage arises between the nasal sacs on the ethmoid plate and is broad and massive in *Cyclopterus* (Uhlmann 1921), *Galaxias* and *Callionymus* (Norman 1926). The nasal septum is narrow in *Salmo* (de Beer 1937) and *Ophicephalus* (Srinivasachar 1953). In *Heteropneustes* the broad nasal septum is confined to the anterior region and has been called the lamina precerebralis since it forms the anterior boundary of the cranial cavity. The lamina precerebralis arises as a raised extension from the anterior end of the ethmoid plate in the 10 mm. stage and in the fully formed chondrocranium the dorsal portion of the lamina precerebralis slightly extends backwards. A nasal septum in a strict sense is never developed in *Heteropneustes* as also in *Silonia* and *Pangasius* (Srinivasachar 1956). But in *Amirus* (Kindred 1919) a lamina precerebralis is developed in early development of chondrocranium (10 mm. stage) but later (32 mm. stage) it extends backwards as the nasal septum.

The lateral extensions of the ethmoid plate, the solum nasi which forms the floor of the nasal sacs are particularly marked in *Cyclotperus* (Uhlmann 1921 - "Processi antorbitales"). But in *Silonia*, *Pangasius* and *Ailia* (Srinivasachar 1956) the solum nasi occupy the entire ventral surface of the nasal sacs and in *Mystus* and *Rita* (Srinivasachar 1957) they are reduced to a little extent. Further reductions of the lateral extensions of the ethmoid plate can be seen in *Heteropneustes* and *Clarias*. The sphenoseptal commissure connecting the nasal septum with the lamina orbitonasalis has been noticed in most of the teleosts studied: *Gasterosteus* (Swinerton 1902), *Salmo* (de Beer 1937), *Gambusia* (Ramaswami 1945) and siluroids like, *Silonia*, *Pangasius*, *Ailia* (Srinivasachar 1956) and in *Clarias*. But it is absent in *Mystus* and *Rita* (Srinivasachar 1957) as also in *Heteropneustes*.

The eye muscle canals (myodome) as a rule are absent in the siluroids studied: *Ictalurus* (Ryder 1887), *Amirus* (Kindred 1919), *Silonia*, *Pangasius*, *Ailia*, *Mystus* (Srinivasachar 1956, 1957) and also in *Heteropneustes* and *Clarias*. But in *Rita* (Srinivasachar 1957) an anterior myodome is reported for the insertion of the recti muscles. Among the other teleosts the anterior myodome is absent in *Sebastes* (Mackintosh 1923), *Pleuronectes* and *Solea* (Berril 1925) and *Anguilla* (Norman 1926) while in *Cyclopterus*



(Uhlmann 1921), *Clupea* (Wells 1922), *Galaxias* (Norman 1926) and *Salmo* (de Beer 1937) the myodomic canal is well developed. Evidently the presence of the eyemuscle canal appears to depend on the size of the eyes of the adult fish. In all the fishes with relatively small eyes, the myodomies are absent.

The orbital cartilage (taenia marginalis) develops in *Salmo* (de Beer 1937) as an independent bar of cartilage forming the dorso-lateral boundary of the orbito-temporal region. In *Amia* (Pehrson 1922) also the orbital cartilages (supra-orbital bar) arise between the eyes and mesencephalon in the 10.5 mm. stage as a pair of small independent cartilages, subsequently these cartilages unite anteriorly with the lamina orbitonasalis and posteriorly with the auditory capsule. But in *Heteropneustes* the orbital cartilages arise first in the 4 mm. stage as an extension of the rudiments of the auditory capsule and gradually through the 4.5 mm. stage and 5 mm. stages and in the 6 mm. stage of development of the orbital cartilages become united with the lamina orbitonasalis. In *Lepidosteus* (Veit 1911) the orbital cartilages develop as extensions from the postorbital processes of the auditory capsules as in *Clupea* (Norman 1926). The orbital cartilages are united dorsally by an epiphysial bar in the middle region in *Salmo* (de Beer 1937), *Ophicephalus* (Srinivasachar 1953) and in the siluroids like *Amiurus* (Kindred 1919), *Pangasius*, *Silonia*, *Ailia*, *Mystus*, *Rita* (Srinivasachar 1956, 1957) and *Clarias*. But in *Heteropneustes* it is interesting to note the absence of an epiphysial bar as noticed in *Anguilla* (Norman 1926).

Generally the orbital cartilages (alisphenoid of Kindred 1919) are massive and have extensive ventral extensions and in the anterior end become fused with the ventral trabeculae to form the preoptic roots of the orbital cartilages as observed in most of the siluroids described and in *Heteropneustes* and *Clarias*. In the 4 mm. stage of *Heteropneustes* the orbital cartilage extends from the auditory capsule and is a rod-like cartilage, gradually in the 7, 8, 10 and 12 mm., stages the orbital cartilage becomes massive and finally assumes a plate-like form in the fully formed chondrocranium. In all these cases an interorbital septum is absent and the trabeculae unite with each other far anteriorly to the hypophysial fenestra and therefore the chondrocranium is platytrabic. Norman (1926) is of the opinion that the condition of the ventral extension of the orbital cartilages and subsequent development into



a platytrabic type might be a secondary formation and that the orbital cartilages are in no way homologous with the sphenolateral of selachians. On the other hand in forms like *Sebastes* (Mackintosh 1923), *Anguilla* (Norman 1926) and *Salmo* (de Beer 1937) a tropitrabic type of chondrocranium develops and the orbital cartilages are rod-like.

A lateral commissure noticed in some teleosts like *Salmo* (de Beer 1937) and *Gambusia* (Ramaswami 1945) and others is absent in *Heteropneustes* and *Clarias* and also in other siluroids described. An intermediate condition is seen in *Ophicephalus* (Srinivasachar 1953) where the post-palatine process and the prootic process forming the lateral commissure in front of trigeminofacialis chamber is incomplete. In all the members of teleosts with the lateral commissure, branches of trigeminal and facial nerves pass through the trigemino-facialis chamber. But in siluroidea where the lateral commissure is completely absent the branches of the trigeminal and facial nerves pass through a large sphenoid fissure along with the optic, oculomotor, and abducens nerves. It is usually seen that in the majority of the tropitrabic chondrocranium the branches of the trigeminal nerve do not pierce the cartilage but pass outwards through the posterior part of the optic fenestra as in *Galaxias* and *Anguilla* (Norman 1926), *Salmo* (de Beer 1937) and others. In *Amiurus* (Kindred 1919) the ophthalmic branch of the trigeminal nerve passes within the cranial cavity and pierces the orbital cartilage in the middle region of the orbit. But such a condition has not been noticed in *Heteropneustes* and *Clarias*. The ophthalmic branch of the trigeminal nerve passes along with other branches through the sphenoid fontanelle. A separate foramen in the orbital cartilage is never noticed.

The development of mandibular arch is of interest in *Heteropneustes* and *Clarias*. The hyomandibula and quadrate cartilages arise as a single piece in the 3.5 mm. stage and the anterior part of the pterygoquadrate or the pterygoid process chondrifies in the 4.5 mm. stage independent of the quadrate portion. Throughout the development of the chondrocranium the hyomandibula and quadrate never separate and the anterior pterygoid process also remains independent of the former. This sort of fusion of quadrate with hyomandibula appears to be uniform feature noticed in the chondrocranium of all the siluroids studied. Among the other teleosts, in *Clupea* (Wells 1922) and *Ophicephalus* (Srinivasachar

1953) independent chondrification of the pterygoid process and the fusion of hyomandibula with the quadrate are observed during the development. In later stages of *Ophicephalus* (Srinivasachar 1953) the pterygoid process extends backwards to unite with the processus pterygoideus of the quadrate and the symplectic extension of the hyomandibula remains distinct. In *Clupea* a similar condition has been observed; however, Norman (1926) disagrees with the findings of Wells (1922) and has reported that a distinct suture is noticed between the quadrate and hyomandibula in later stages.

In *Salmo* (Stor 1882; Zanichelli 1909) and others the pterygoid process arises as an anterior extension of the quadrate and is always separate from the hyomandibula.

The interhyal is also fused with the hyomandibula in *Heteropneustes* and *Clarias* as in *Amiurus* (Kindred 1919), *Pangasius*, *Silonia* and *Ailia* (Srinivasachar 1956). A symplectic extension, of the hyomandibula seen in other teleosts like *Clupea* (Wells 1922) *Salmo* (de Beer 1937), *Ophicephalus* (Srinivasachar 1953) and others is never developed during the development of the chondrocranium in *Heteropneustes* and *Clarias* and also in other siluroids studied. The hyomandibular portion possesses a foramen for the passage of the hyomandibular branch of the facial nerve in *Heteropneustes* in early development but in the 17 mm. stage, the foramen disappears and the nerve passes in a gap in front of the hyomandibula as in the other siluroids studied by me. In *Amiurus* (Kindred 1919), *Clupea* (Wells 1922), *Esox* (Swinerton 1902), *Salmo* (de Beer 1937) and others the nerve passes through a distinct foramen in the hyomandibula. In the first two branchial arches in both *Heteropneustes* and *Clarias* pharyngobranchs are not developed during the development of chondrocranium. In all the other siluroids studied by me, the pharyngobranchs have been noticed.

### Summary

Eleven stages in the development of chondrocranium of *Heteropneustes* and six stages of *Clarias* have been studied.

In the 3 mm. stage of *Heteropneustes*, the parachordals appear and the trabeculae are still procartilaginous being in contact with the mesenchyme anteriorly. In the 3.5 mm. stage trabeculae have fused with the parachordals, the rudiments of auditory capsules,

Meckel's cartilages and the quadrate-hyomandibular piece of cartilage have developed. In the 4.5 mm. stage the pterygoid processes have chondrified independently on either side of the anterior ends of the trabeculae. In the 5 mm. stage the rudiments of the laminae orbitonasales anteriorly and those of the occipital arches posteriorly, are noticed. The ethmoid plate is formed in the 6 mm. stage and the orbital cartilages have united with the laminae orbitonasales anteriorly. The glossopharyngeal and vagus nerves pass in a gap between the auditory capsules and occipital arches. A sphenoid fontanelle is formed. In the 7 mm. stage the ethmoid plate shows lateral extensions as solum nasi forming the floor for the nasal sacs. The preoptic roots of the orbital cartilages are developed behind the laminae orbitonasales. The basicapsular fenestrae seen in earlier stages are now eliminated. In the 12 mm. stage the lamina precerebralis has developed and the olfactory foramen is seen on either side of the ethmoid region. The quadrate-hyomandibular cartilage shows an anterior extension in line with the pterygoid process representing the processus pterygoideus of the quadrate.

The chondrocranium is fully formed in the 17 mm. stage. The lamina precerebralis is considerably developed forming the anterior boundary for the cranial cavity and shows anteriorly the ethmoid cornua. Two foramina are noticed in the lamina orbitonasalis, the dorsal one is for exit of ophthalmic branch of the trigeminal nerve and the ventral one is for a blood vessel. The olfactory foramen is much reduced when compared with a similar foramen of the other siluroids studied. The orbital cartilages are extensive and an epiphysial bar is absent. The tectum synoticum is continuous with the tectum posterius of the occipital arches. The glossopharyngeal nerve gains separate exit. In the branchial arches the pharyngobranchs are absent in the first two branchial arches, whereas in the third and fourth arches, the pharyngobranchs are noticed as fused piece of cartilage on each side.

In *Clarias* the development of chondrocranium is almost similar to the one described in *Heteropneustes*. The fully formed chondrocranium of *Clarias* differs from that of *Heteropneustes* in the following characters:

The olfactory foramen is large and occupies almost the entire length of the ethmoid region. The lamina precerebralis is broad and does not show the ethmoid cornua anteriorly and is connected

with the lamina orbitonasalis by the sphenoseptal commissures. The lamina orbitonasalis has a single foramen for the exit of the ophthalmic branch of the trigeminal nerve. An anterior extension of the lamina orbitonasalis is completely absent. The vagus nerve passes in a gap which is not posteriorly delimited. An epiphysial bar is developed connecting the orbital cartilages. Roofing cartilages in the auditory and occipital regions are not developed even in the 15 mm. stage. Only the tectum posterius is observed in the 18 mm. stage.

### Acknowledgement

I am deeply grateful to Dr. L. S. Ramaswami, for suggesting the problem and for guidance. I am also grateful to Prof. B. R. Seshachar, for his constant advise and helpful criticisms. My thanks are due to Messrs. R. D. Nayak and A. B. Lakshman for helping me in the preparation of the illustrations. My sincere thanks are due to the council of National Institute of Sciences of India for awarding me a junior research fellowship which enabled me to carry out this investigation. I am thankful to Prof. Dr. D. Starck for going through the manuscript and also for translating the summary of the paper into German language.

### Zusammenfassung

Der Autor untersuchte 11 Entwicklungsstadien des Chondrocraniums von *Heteropneustes* und 6 Stadien von *Clarias*.

Bei *Heteropneustes* erscheinen die Parachordalia auf dem 3 mm-Stadium. Zu dieser Zeit sind die Trabeculae vorknorpelig und gehen rostral in Mesenchym über. Die Anlagen von Ohrkapseln, Meckelschem Knorpel und die Hauptportion von Quadratum-Hyomandibulare erscheinen auf dem 3,5 mm-Stadium. Bei 4,5 mm-Stadien verknorpelt der Processus pterygoideus unabhängig vom Quadranteil, jederseits neben dem Rostralende der Trabekel. Bei 17 mm-Stadien ist das Chondrocranium voll entwickelt. Die Lamina praecerebralis, die die vordere Grenze des Cavum cranii bildet, zeigt rostral die Cornua ethmoidalia. In der Lamina orbitonasalis finden sich zwei Foramina. Durch das dorsale tritt der Ramus ophthalmicus trigemini, durch das ventrale tritt ein Blutgefäß. Das Olfactoriusloch ist sehr reduziert. Die Orbitalknorpel sind sehr ausgedehnt und sind nicht durch einen Epiphysenknorpel verbunden. Zwischen beiden Ohrkapseln findet sich dorsal ein Tectum



synoticum, das kontinuierlich in das Tectum posterius der Occipitalbögen übergeht. Die Nervi IX und X verlassen den Schädel durch getrennte selbständige Foramina vor den Occipitalbögen.

Die Entwicklung des Chondrocraniums bei *Clarias* verläuft sehr ähnlich wie bei *Heteropneustes*, doch unterscheiden sich die voll entwickelten Cranien beider Arten in einer Anzahl von Merkmalen, die im einzelnen besprochen wurden.

### Key to the Lettering

abc, anterior absicapsular commissure: ac, auditory capsule: as, auditory sac: barb, barbel: bcf, basicapsular fenestra: bp, basal plate: bvc, basivestibular commissure: br, brain: cbr 1—5, ceratobranchs 1—5: ch, ceratohyal: cop 1—2, copula 1—2: ebr 1—4, epibranchs 1—4: ep, ethmoid plate: epb, epiphysial bar: etc, ethmoid cornua: fhf, foramen for the hyomandibular branch of the facial nerve: foe, olfactory foramen: fm, fissura metotica: fon, foramen orbitonasale: hf, hypophysial fenestra: hm, hyomandibula: hyb 1—4, hypobranchs 1—4: hyh, hypohyal: lon, lamina orbitonasalis: lpc, lamina precerebralis: mc, Meckel's cartilage: n, notochord: oa, occipital arch: op, opercular process of the hyomandibula: ore, orbital cartilage: pc, parachordal: pob, postorbital process of the auditory capsule: pop, preoptic root of the orbital cartilage: ptp, pterygoid process: ptp', Processus pterygoideus of the quadrate: qu, quadrate: res, recessus sacculus: sasc, septum semicircularis anterior: sf, sphenoid fontanelle: shy, stylohyal (interhyal): sn, solum nasi: te, trabecula: tp, tectum posterius: tsy, tectum synoticum: IX, glossopharyngeal nerve foramen: X, vagus nerve foramen:.

### References

- Agar, W. E.: The development of skull and visceral arches in *Lepidosiren* and *Protopterus*. Trans. Roy. Soc. Edin. **45** (1906) 49.
- Bechtol, O. C.: Differential in toto staining of Bone, cartilage and soft tissues. Stain. Tech. **23** (1948) 111.
- de Beer, G. R.: On the nature of trabecula cranii. Quart. J. micr. Sci. **74** (1931) 701.
- de Beer, G. R.: The development of vertebrate skull. Oxford.
- Böker, K.: Der Schädel von *Salmo salar*: ein Beitrag zur Entwicklung des Teleostierschädels. Anat. Hefte **49** (1913) 359.
- Gaupp, E.: Die Entwicklung des Kopfskelettes. Hertwig's Handbuch verg. exp. Entw. **3** (1906) 573.
- Kindred, J. E.: Development of skull in *Amiurus*. Illinois Biol. Monogr. **5** (1919) 1.
- Lasdin, W.: Development of skull of *Exocoetus*. Trav. Soc. Nat. St. Petersb. **14** (1913) 12.
- Mackintosh, N. A.: The chondrocranium of teleostean fish (*Sebastes marinus*). Proc. zool. Soc. Lond. (1923) 501.
- McMurrich, J. P.: On the osteology of *Amiurus catus*. Proc. Canad. Inst. **2** (1884) 270.
- Norman, J. R.: The development of chondrocranium of the Eel (*Anguilla vulgaris*) with observation on the comparative morphology and development of the chondrocranium in bony fishes. Phil. Trans. (B) **274** (1926) 369.



- Pollard, H. B.: Oral cirri of siluroids and the origin of the head in vertebrates. Zool. Jahrb. 8 (1895) 379.
- Pehrson, T.: Some points in the cranial development of Teleostomian fishes (*Amia*). Acta. Zool. Stockh. 3 (1922) 1.
- Ramaswami, L. S.: The chondrocranium of *Gambusia* (Cyprinodontes) with an account of the osteocranium of the adult. J. Mys. Uni. (n. s.) 6 (1945) 19.
- Ryder, J. A.: The development of osseous fishes. Rept. Comm. Fisheries 13 (1887) 488.
- Sewertzoff, A. M.: The development of the chondrocranium in *Acipenser*. Acta. Zool. Stockh. 9 (1928) 193.
- Srinivasachar, H. R.: The development of the chondrocranium in *Ophicephalus*. J. Linn. Soc. Lond. 42 (1953) 238.
- The development of skull in catfishes. Part I Development of chondrocranium in *Silonia*, *Pangasius* and *Ailia* (Schilbeidae). Proc. Nat. Inst. Sci. India 22 (B) (1956) 335.
- Development of skull in catfishes. Part II Development of chondrocranium in *Myxus* and *Rita* (Bagridae). Morph. Jahrb. 98 Heft 2 (1957) 244.
- Stöhr, P.: Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfskeletts der Teleostier. Festschr. zur 3. Säcularfeier der A. J. Maximiliana, gewidmet v. d. Med. Fakult. Würzburg 2 (1882) 73 (quoted by de Beer, 1937).
- Swinnerton, H. H.: The morphology of the telostean head skeleton (*Gasterosteus aculeatus*). Quart. J. micr. Sci. 45 (1902) 503.
- Uhlmann, E.: Studien zur Kenntnis des Schädels von *Cyclopterus lumpus* L. Morphogenese des Schädels. Jena. Z. Naturw. 57 (1921) 275.
- Veit, O.: Beiträge zur Kenntnis des Kopfes der Wirbeltiere: die Entwicklung des Primordialcraniums von *Lepidosteus osseus*. Anat. Hefte 44 (1911) 93.
- Wells, F. R.: On the morphology of the chondrocranium of larval Herring (*Clupea harengus*). Proc. zool. Soc. Lond. (1922) 12.
- Williams, T. W.: Alizarin red S. and Toluidine blue for differential adult and embryonic bone and cartilages. Stain Tech. 16 (1941) 23.
- Zanichelli, W.: Sullo sviluppo dello Scheletro viscerale della Trota (*Salmo fario* L.) Boll. Soc. zool. Ital. Roma, ser 2, 10 (1909) 239.

Dr. H. R. Srinivasachar  
Frankfurt a. M., Ludwig-Rehn-Str. 14  
Anatomisches Institut

Aus dem Zoologischen Institut der Karl-Marx-Universität Leipzig  
(Direktor: weil. Prof. Dr. A. Wetzel)  
und der Vogelwarte Hiddensee  
(Leiter: Prof. Dr. H. Schildmacher)

## Die Entwicklung der Organe des Zwischenhirndaches (*Epiphyse und Plexus chorioideus anterior*) bei der Sturmmöwe *Larus canus* L.

Von

H. Wetzig

Mit 8 Abbildungen und 4 Tabellen

(Eingegangen am 22. Februar 1960)

Wenn auch die Epiphyse in vielen Lehrbüchern als innersekretorische Drüse abgehandelt wird, so ist diese Vorstellung bislang ungenügend bewiesen und das Interesse der Forschung nach wie vor auf den Bereich des Zwischenhirndaches gerichtet. Bei den ersten Untersuchungen für diese Arbeit, die vorerst nur die Entwicklung der Epiphyse bei der Sturmmöwe (*Larus canus* L.) zum Ziele hatten, stellte sich die Notwendigkeit heraus, die Organe des Zwischenhirndaches im Zusammenhang zu bearbeiten. So wurden die Untersuchungen auf die gesamte Parietalregion ausgedehnt.

Neben den vorhandenen Arbeiten über die Parietalregion von Fischen und Reptilien ist die Literatur über die Bildungen des Zwischenhirndaches bei Vögeln verhältnismäßig wenig umfangreich. Eine gute Zusammenfassung der älteren Literatur über die Epiphyse der Vögel, verbunden mit der Beschreibung eigener Untersuchungen, findet sich bei Studnička (1905). Es werden drei Bautypen der Vogelepiphyse beschrieben:

1. Die einfachste Form ist sack- oder schlauchförmig mit nur wenigen Ausbuchtungen bei *Passer*.
2. Die Epiphyse besteht aus isolierten oder miteinander verbundenen Bläschen (Follikeln) und kurzen Schläuchen, die im hirnnahen Abschnitt des keulenförmigen Organs mit einem langen Stiel (Kanal) kommunizieren. Der Stiel der Epiphyse pflegt solide zu sein. Als Beispiel wird die Epiphyse von *Meleagris gallopavo* L. angeführt.

3. Die Epiphyse hat die Gestalt eines soliden Organs, dessen Parenchym durch dickere oder dünnere Septen in ungleich große Lappen zerteilt scheint. Einen solchen Aufbau zeigt die Epiphyse von *Gallus domesticus* L.

Als Spuren eines Sekretionsprozesses beschreibt Studnička Sekretballen oder Fäden an den dem Lumen zugekehrten Enden der Zellen. Pigment ist nach seiner Überzeugung in dem eigentlichen Gewebe der Epiphyse nicht enthalten.

Eine weitere Zusammenfassung der Literatur über die Epiphyse der Vögel gab Bargmann (1943). Neben Beschreibungen der makroskopischen und mikroskopischen Anatomie der Epiphyse finden sich hier Angaben über homogenes oder körniges Sekret im Lumen der Epiphysenbläschen. Dieses Sekret soll freiliegende Zellen oder deren Zerfallsprodukte enthalten.

Aus der neueren Literatur erscheint besonders die Arbeit Krabbes (1955) von Interesse. Diese Studie behandelt verschiedene Entwicklungstypen der Vogelepiphyse, eine kurze Beschreibung des Haupttyps der Epiphysenentwicklung stimmt in großen Zügen mit den bei *Larus canus* L. festgestellten Entwicklungsstadien überein. Auf abweichende Ergebnisse meiner Untersuchungen soll noch besonders eingegangen werden. Weiter beschreibt Krabbe Abweichungen der Entwicklung und ein als „parietal corpuscle“ bezeichnetes Organ bei *Cygnus olor* Gm. Dieses Organ wird dem rudimentären Parietalauge von *Sphenodon* homolog gesetzt. In diesem Zusammenhang wird auf die Tatsache hingewiesen, daß Klinkowström (1894) bei *Sterna*, *Larus* und *Anser* in der Parietalgegend einen Pigmentfleck beobachtete, der mit der Lage der Epiphyse übereinstimmte.

In seiner Arbeit über die Parietalorgane bei einheimischen und ausländischen Anuren behandelt Kleine (1930) ausführlich das Stirnorgan und die Epiphyse, speziell bei *Rana temporaria* L. Nach Anführung seiner Versuche zur Erforschung einer eventuellen Lichtsinnesfunktion des Stirnorgans beschreibt er den *Tractus pinealis*, der das Stirnorgan mit der Epiphyse bzw. mit der Commissura posterior verbindet. Über die Zellelemente der Epiphyse von *Rana temporaria* L. berichtet Kleine:

„Einzelne Zelltypen in der Epiphyse sind deutlicher ausgeprägt als im Stirnorgan. Besonders zahlreich sind Sinneszellen, d. h. die Zellen, die wegen ihres in das Lumen ragenden Fortsatzes als Sinneszellen angesprochen werden. Zuweilen finden sich an verschiedenen Stellen der Fortsätze größere oder kleinere, wie Chromatin färbbare Körnchen. Die Zellen liegen an der Oberseite der Epiphyse meist etwas spärlicher als in der der Commissura habenularis anliegenden Seite.“

Abschließend finden sich bei Kleine (1930) Schlußfolgerungen auf eine gewisse drüsige Funktion der Epiphyse.

Obgleich sich die Epiphysen der verschiedenen Säuger schon durch die Struktur der Pinealzellen kaum zu einem Vergleich mit Vogelepiphysen heranziehen lassen, gibt doch die Arbeit von Heinecke (1958) wertvolle Hinweise zur Frage der Epiphysensekretion. Es wird eindeutig über das Phänomen der Kernsekretion in der Schweineepiphyse berichtet.

Dazu sei an dieser Stelle auch auf den Bericht über eine sekretorische Tätigkeit des Flimmerepithels in den Rathkeschen Zysten der Hypophyse des Meerschweinchens von Schmidt (1959) hingewiesen.

Trost (1953) behandelt die Entwicklung der Organe der Zwischenhirn-dachregion und ihre gemeinsame Ableitung vom Ependymepithel bei *Anguis fragilis*, *Chalcides ocellatus* und *Natrix natrix*. Auch in dieser Arbeit werden die schon von anderen Autoren an anderen Objekten festgestellten Sinnesdrüsenzellen mit den typischen Abgliederungen in das Lumen hinein beschrieben. Es findet sich auch ein Hinweis auf eine sekretorische Funktion der Epiphyse auf Grund von offenbar in das Lumen entleerten Inhalten der kolbenförmigen Zellaußenglieder und den dazu aufgefundenen Zellfortsätzen, die den Eindruck von kollabierten Blasen erwecken. Ferner wird in dieser Arbeit eine in frühen Entwicklungsstadien wahrnehmbare Parallelität der Entwicklung von Epiphyse und ParietalaUGE beschrieben.

Interessante Hinweise zur funktionellen Bedeutung der Epiphyse bei Teleosteen gibt Friedrich-Freksha (1932). Als charakteristisch für Anamnier werden neben Drüsenzellen primäre Sinneszellen beschrieben. Dazu gibt der Autor eine ausführliche Beschreibung der Absonderung von Sekreten der Epiphyse und eine Deutung dieser als Hormone, die Gefäßweite oder Permeabilität der Chorioidmembranen beeinflussen und so eine Senkung des Liquordruckes herbeiführen.

Am Schluß dieser kurzen Einführung in die vorliegende Literatur sei noch auf die interessante Tatsache des Vorkommens quergestreifter Muskelfasern in Säugerepiphysen hingewiesen. Angaben dazu finden sich bei Derenbach (1951) und Quay (1959).

## Material und Methode

Die Untersuchungen der Entwicklung der Organe des Zwischenhirndaches wurden an Embryonen von *Larus canus* L. durchgeführt. Das hierzu benötigte Material von bebrüteten Eiern wurde auf der Fährinsel bei Hiddensee, einer Brutkolonie für Seevögel, in der Zeit vom 15. Mai bis 31. Juli 1956 gesammelt. Dazu wurden für Vergleichsuntersuchungen im Mai und Ende Juni 1957 einige halbflügelige und adulte Exemplare von *Larus canus* L. ebenfalls auf der Fährinsel gefangen. Das Material wurde am Fundort fixiert. Für die nachfolgende Azanfärbung nach Heidenhain der Paraffinschnitte erwies sich eine Fixierung nach Bouin oder in „Susa“ nach Heidenhain als sehr geeignet. Die Schnitte wurden in einer Dicke von 3  $\mu$  bis 7  $\mu$  angefertigt.

Schwierigkeiten entstanden zunächst beim Versuch einer genauen Altersbestimmung der Keimlinge. Vergleichsreihen von künstlich bebrüteten Eiern standen leider nicht zur Verfügung. Es mußte daher willkürlich eine vergleichbare Bezugsgröße festgestellt werden. Aus praktischen Erwägungen wurde die „Kopflänge“ gewählt, die sich aus der Entfernung der Schnabelspitze bis dorsalsten Punkt des Os occipitale ergibt. Untersucht wurden Embryonen mit Kopflängen von 2,5 mm bis 40 mm. Mit einer Kopflänge von etwa 40 mm ist die Entwicklung im Ei abgeschlossen. Außerdem wurden

Präparate von Möwenkücken und einigen adulten Tieren zum Vergleich herangezogen.

Für die folgende Beschreibung der in der Entwicklung fortschreitenden Organanlagen wurde die gesamte Entwicklungsperiode bis zum Zeitpunkt des Schlüpfens in einzelne Stadien unterteilt. Die in verschiedenen Entwicklungsstadien festgestellten Diskontinuitäten im Fortschritt der Organanlagen haben als Ursache die nur ungenaue Bestimmung der Entwicklungszeit durch Messung der Kopflängen. Das Einsetzen der Bebrütung konnte für die einzelnen Eier nicht genau festgestellt werden. Durch ständige Beobachtung einiger Gelege ergab sich, daß das Einsetzen der Bebrütung bei *Larus canus* L. teils nach dem Legen des ersten Eies, in den meisten der beobachteten Fälle nach dem zweiten Ei und in einzelnen Ausnahmen erst nach dem Legen des dritten Eies erfolgte. Daraus resultieren die unterschiedlichen Kopflängen eines Geleges, was in der folgenden Tabelle an einigen Beispielen dargestellt werden soll. Die angegebenen Bebrütungstage schließen dabei aus oben erwähntem Grund eine Fehlerquelle von  $\pm 1$  Tag ein.

Bebrütungsdauer in Tagen:

Kopflängen der Embryonen:

12	17 mm	20 mm	21 mm
13	21 mm	23 mm	25 mm
15	23 mm	27 mm	28 mm
15	26 mm	27 mm	28 mm
19	32 mm	32 mm	32 mm
21	32 mm	35 mm	35 mm
21	37 mm	39 mm	41 mm
22	36 mm	38 mm	38 mm

In den letzten Entwicklungsstadien gleichen sich diese Wachstumsunterschiede aus und alle Kücken eines Geleges schlüpfen innerhalb 24 Stunden.

Tabelle der untersuchten Embryonen nach Kopflängen:

5 Embryonen im Größenbereich von	2,5 mm bis	3,5 mm
6 Embryonen im Größenbereich von	4 mm bis	5,5 mm
7 Embryonen im Größenbereich von	6 mm bis	7,5 mm
8 Embryonen im Größenbereich von	8 mm bis	10 mm
12 Embryonen im Größenbereich von	11 mm bis	15 mm
12 Embryonen im Größenbereich von	15,5 mm bis	20 mm
10 Embryonen im Größenbereich von	21 mm bis	25 mm
12 Embryonen im Größenbereich von	25,5 mm bis	30 mm
10 Embryonen im Größenbereich von	31 mm bis	35 mm
12 Embryonen im Größenbereich von	35,5 mm bis	40 mm
7 Tiere im Größenbereich von	40,5 mm bis	45 mm
5 Tiere im Größenbereich von	50 mm bis	80 mm
5 adulte Tiere.		

Die Mikrophotogramme sind durchgehend Panphot-Aufnahmen. Das Gerät „Panphot“ der Fa. E. Leitz, Wetzlar, wurde dem Anatomischen Institut Halle im Rahmen eines Forschungsauftrages vom Staatssekretariat für das Hochschulwesen der Deutschen Demokratischen Republik zur Verfügung



gestellt. Herrn Oberpräparator F. Henkel sei für sachkundige Hilfe beim Mikrophotographieren mit diesem Gerät gedankt.

### Beschreibung des Materials

#### 1. Entwicklungsstadium

(5 Embryonen mit Kopflängen von 2,5 mm bis 3,5 mm)

Bei diesem sehr frühen Entwicklungsstadium sind an Sagittalschnitten schon deutlich die verschiedenen Gehirnbläschenanlagen zu unterscheiden. Durch flache Einbuchtungen sind Vorder-, Zwischen-, Mittelhirnhöhle (Aquaeductus) und Hinterhirnhöhle sichtbar voneinander getrennt. Vom Zwischenhirndach stülpt sich

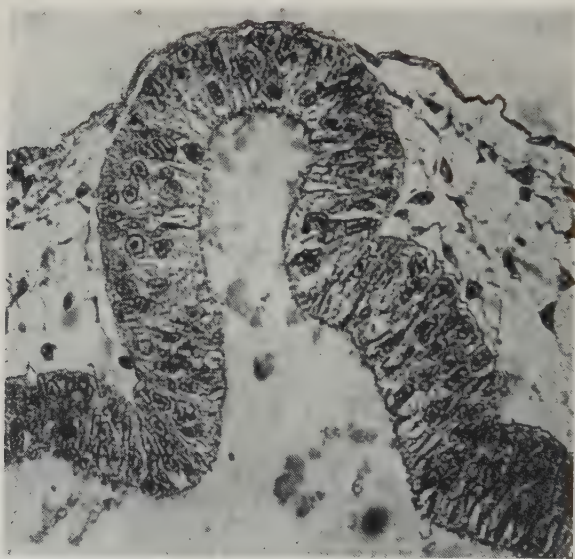


Abb. 1 *Larus canus*, Sagittalschnitt durch die Epiphysenanlage bei einem Embryo von 3 mm Kopflänge nach einer Bebrütungszeit von 3 bis 4 Tagen. Susa fix. (Heidenhain); Azan (Heidenhain). 360:1\*)

\*) Alle Abb., ausgenommen Abb. 5, 7 und 8, sind so orientiert, daß dorsal im Bilde oben, rostral im Bilde links erscheint. Bei Abb. 5, 7 und 8 ist eine Festlegung der Dimensionen belanglos.

die früheste Anlage der Epiphyse als kleine, nach dorsal gerichtete Bucht aus (Abb. 1). Die Größe dieser dorsalen Ausstülpung beträgt bei einem Embryo von 3 mm Kopflänge, an Sagittalschnitten ermittelt,  $105 \times 140 \mu$ .

## 2. Entwicklungsstadium

(6 Embryonen mit Kopflängen von 3,5 mm bis 5,5 mm)

Die Epiphysenanlage stellt in diesem Stadium einen kurzen Schlauch dar, dessen kegelförmiger apikaler Pol schräg nach rostral geneigt ist. Wenn sich die Epiphyse in diesem Stadium auch noch als ungegliederter Schlauch zeigt, so können im Epithel doch schon geringe Andeutungen einer Knospenbildung wahrgenommen werden. Als durchschnittliche Größen für das Lumen des Epiphysenschlauches bei 4,5 mm Kopflänge können folgende Werte angegeben werden:

Breite des Lumens  $40\ \mu$  bis  $50\ \mu$ , Länge des Lumens  $160\ \mu$ . Das rostral der Epiphysenanlage gelegene Gebiet zeigt eine flache, schüsselförmige Ausstülpung. Die Zellen dieser Region sind durch ihre fast kubische Gestalt auffällig. Unmittelbar rostral und kaudal der Epiphysenanlage wird durch deutliche Verdickung des Epithels die Anlage der Commissura habenularis und der Commissura posterior sichtbar.

## 3. Entwicklungsstadium

(7 Embryonen mit Kopflängen von 6 mm bis 7,5 mm)

Die Epiphysenanlage entwickelt sich weiter zu einem schlauchförmigen Gebilde mit durchgehendem, mit dem 3. Ventrikel in offener Verbindung stehenden Hohlraum (Abb. 2). Die Längsachse der Epiphyse verläuft in dorso-rostraler Richtung. Durch das

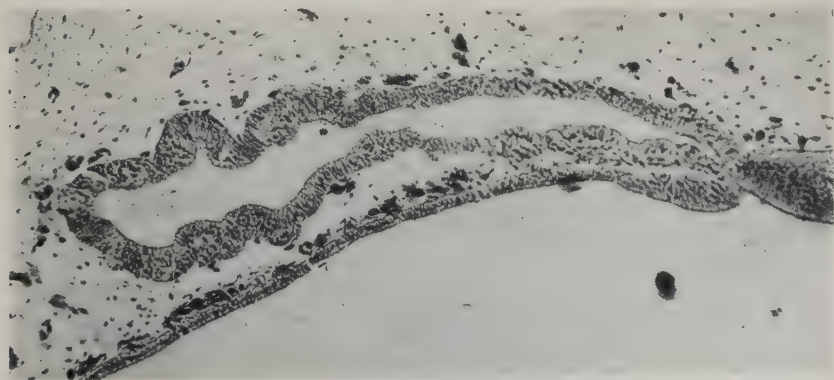


Abb. 2 Sagittalschnitt durch den Epiphysenschlauch bei einem Sturmmöwenembryo von 7,5 mm Kopflänge. Ursprung der Epiphyse ist zwischen Commissura posterior und Commissura habenularis sichtbar. Susa fix.; Azan. 124:1

Umbiegen der Epiphysenanlage nach rostral und die stärkere Ausbuchtung des angrenzenden, schlüsselförmig ausgebildeten Dorsalsackes erscheinen beide Zwischenhirnausstülpungen eng aneinandergelagert. Die Größe des Epiphysenschlauches nimmt dabei in der Längsrichtung rasch zu. Bei einem Entwicklungsstadium von 6 mm Kopflänge erreicht der Schlauch eine Länge von 440  $\mu$ , bei 7,5 mm Kopflänge schon eine Länge von 800  $\mu$ .

In dieses Entwicklungsstadium fällt die erste, bei allen Epiphysenanlagen beobachtete Knospenbildung der Wandung der distalen Hälfte der Anlage. Es zeigen sich rundliche Knospen, in denen eine beginnende Hohlraumbildung festzustellen ist. Die dem Lumen der Epiphyse anliegende kernarme Plasmazone der Epiphysenzellen wird von dunkleren, von den Zellkernen ausgehenden Plasmastreifen durchsetzt. Diese Erscheinung, die den später auftretenden Sekretionserscheinungen gleicht, läßt sich als eine stärkere Granulation des Plasmas deuten.

Die Commissura posterior zeigt eine starke Größenzunahme, auch die Commissura habenularis läßt sich nun rostral der Epiphyse deutlich vom Epithel des Dorsalsackes unterscheiden. Die Zellkerne sind in diesem Bereich deutlich mehrzeilig angeordnet.

Der Dorsalsack wölbt sich halbkugelförmig vor, das Epithel ist breit zylindrisch, fast kubisch. Zwischen der Anlage der Epiphyse und des Dorsalsackes treten Kapillargefäße in großer Zahl auf, ebenso zahlreich im angrenzenden Bindegewebe.

#### 4. Entwicklungsstadium

(8 Embryonen mit Kopflängen von 8 mm bis 10 mm)

Der apikale Pol der Epiphysenanlage bildet durch vermehrte Knospung und durch Längenwachstum der Knospen mehrere um den Epiphysenschlauch gelagerte kleine Tubuli aus. Die Epiphyse erhält in dieser Phase eine keulenförmige, im distalen Teil traubenförmige Gestalt, die schon deutlich ein nur stark verkleinertes Bild der Epiphyse von adulten Tieren darstellt. In diesem traubenförmigen Bezirk kann auch das erste Auftreten der kolbenförmigen Zellfortsätze der Drüsenzellen beobachtet werden. Es sind dies nur wenig in das Lumen vorgewölbte Zellfortsätze, die in der Struktur und Färbung ihres Inhaltes den von den Kernen ausgehenden dunkleren Plasmastreifen gleichen.

## 5. Entwicklungsstadium

(12 Embryonen mit Kopflängen von 10 mm bis 15 mm)

Dieses Stadium ist gekennzeichnet durch zahlreiche Knospenbildungen, besonders an den lateralen Bezirken des distalen traubenförmigen Teiles der Epiphyse. Der apikale Pol erscheint rosettenförmig im Schnitt als Folge der um die gesamte Anlage in diesem Bereich in Erscheinung tretenden Knospenbildung. Neben kleinen, flachen Knospen, die noch kein Lumen umfassen, finden sich kleine Tubuli, deren Lumen noch deutlich mit dem Epiphysenlumen in offener Verbindung steht.

Besonders charakterisiert ist dieses Entwicklungsstadium durch die Weiterentwicklung des Dorsalsackes. Es tritt eine regelmäßige, vorerst noch auf den rostralen Wandbezirk beschränkte Faltenbildung auf (Abb. 3). Im weiteren sollen diese ersten, bei allen

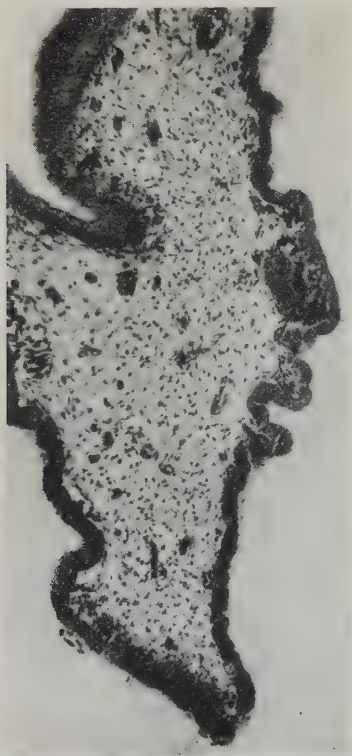


Abb. 3 *Larus canus*, Primärfaltenbildung an der rostralen Dorsalsackwand. Sagittalschnitt von einem Embryo mit 12,5 mm Kopflänge. Fix. nach Bouin; Azanfärbung. 124:1



untersuchten Embryonen dieser Größe an der gleichen Stelle auftretenden Faltungen als Primärfalten des Plexus chorioideus anterior bezeichnet werden.

## 6. Entwicklungsstadium

(12 Embryonen mit Kopflängen von 15 mm bis 20 mm)

Besonders in diesem Entwicklungsstadium macht sich ein unterschiedliches Längenwachstum bemerkbar. So finden wir neben Epiphysenanlagen mit starker Längenausdehnung (z. B. ein Embryo von 17,5 mm Kopflänge mit einer Epiphysenlänge von  $1850\ \mu$ ) noch Epiphysen von  $1000\ \mu$  bis  $1300\ \mu$ . An allen Seriensechnitten aus diesem Stadium konnte jedoch eine deutliche Verbreiterung des tubulösen Drüsenteiles beobachtet werden. Es ist dies eine vermehrte Knospenbildung und Verzweigung im tubulösen Teil, die darauf zurückzuführen ist, daß auch von primär aus dem Hauptschlauch ausgestülpten Tubuli, die an Länge bedeutend zugenommen haben, sekundäre Knospen und Tubuli abgegliedert werden. Die Breite dieser Knospungszone am distalen Bereich der

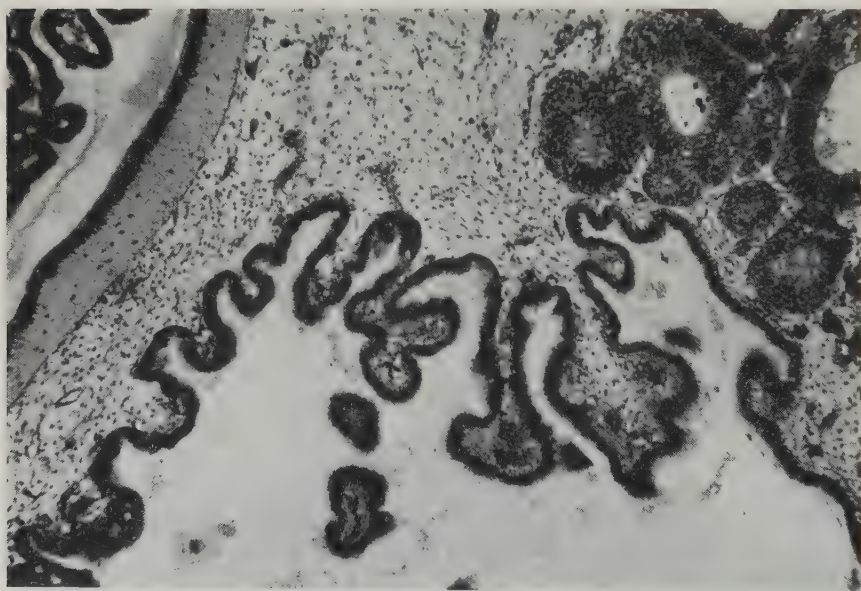


Abb. 4 Fingerförmige Plexusfalten im 6. Entwicklungsstadium bei einem Möwenembryo von 19 mm Kopflänge. Fix. in Susa; Azanfärbung. 124:1



Epiphyse nimmt in diesem Kopflängenbereich von  $250\ \mu$  bis  $450\ \mu$  zu.

Die Epiphyse liegt der kaudalen Dorsalsackwand im proximalen Teil eng an, zieht zu zwei Dritteln ihrer Länge nach dorsal und biegt erst im letzten Abschnitt nach rostral um. Der apikale Pol der Epiphyse tritt nicht in Verbindung mit dem Schädeldach.

In den Faltungsbereichen des Dorsalsackes nehmen die in das Lumen vorspringenden Falten in diesem Stadium bedeutend an Länge zu. Auch an den dorsalen Wandbereichen hat sich eine ausgedehnte Faltungszone gebildet. Diese zeigt sich auf Frontalschnitten in zwei laterale Faltenbereiche getrennt. Dazwischen liegt eine über  $500\ \mu$  bis  $600\ \mu$  nur wenig aufgefaltete Zone. An sehr stark gefalteten Abschnitten ragen die nun meist von einer gemeinsamen Basis ausgehenden Falten fingerförmig bis zu  $550\ \mu$  in das Lumen des Dorsalsackes bzw. des 3. Ventrikels hinein (Abb. 4). Diese aus Primärfalten abzweigenden fingerförmigen Sekundärfalten erscheinen stark zusammengedrückt. Das gefaltete Epithel

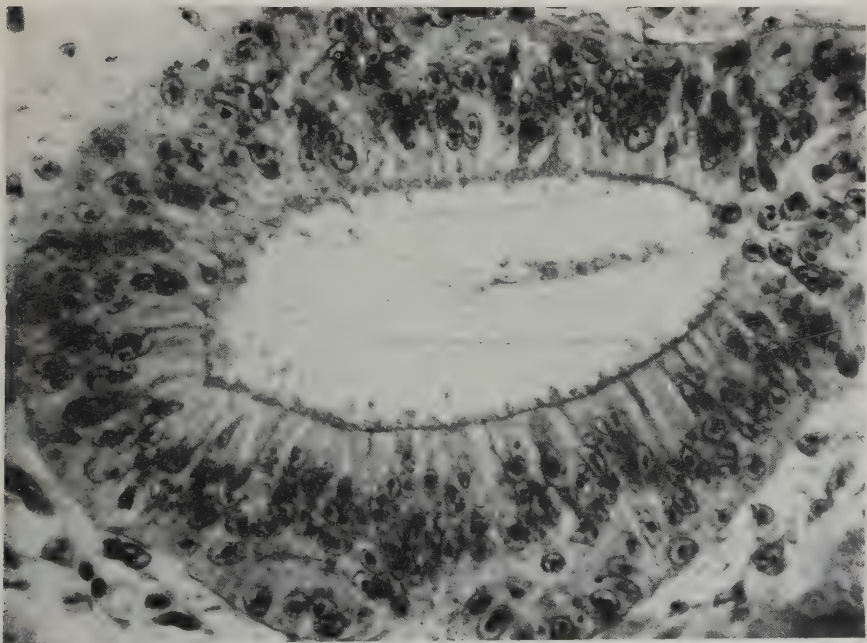


Abb. 5 Querschnitt durch einen Epiphysentubus bei einem Embryo (Sturmmöve) von 20 mm Kopflänge. In das Lumen ragen Zellfortsätze hinein. Von den Kernen ausgehende Plasmastreifung ist deutlich sichtbar. Susa fix.; Azan. 550:1

legt sich eng aneinander, so daß Bindegewebe nur noch auf schmalen Zwischenstreifen und als Umkleidung der zahlreichen in die Faltenbildungen einbezogenen Gefäße auftritt.

## 7. Entwicklungsstadium

(10 Embryonen mit Kopflängen von 20 mm bis 25 mm)

Die Epiphyse zieht nun fast senkrecht nach dorsal und reicht mit ihrem apikalen Pol bis in unmittelbare Nähe des Schädeldaches. Zur Verdeutlichung der von der Epiphyse in diesem Stadium erreichten Größenausdehnung sollen in folgender Tabelle Maße angeführt werden, die an Serienschnitten aus diesem Kopflängenbereich mit ausreichender Genauigkeit gemessen werden konnten. Neben der Längenausdehnung werden auch Breiten und der Abstand der Epiphyse vom Schädeldach angegeben.

Kopflänge	Länge der Epiphyse	Breite (rostral-kaudal)	Breite (nach lateral)	Abstand vom Schädeldach
21 mm	1550 $\mu$	600 $\mu$	—	—
21 mm	2200 $\mu$	450 $\mu$	750 $\mu$	—
23 mm	1850 $\mu$	550 $\mu$	700 $\mu$	120 $\mu$
24 mm	2200 $\mu$	450 $\mu$	680 $\mu$	300 $\mu$
25 mm	1900 $\mu$	550 $\mu$	700 $\mu$	200 $\mu$
25 mm	2200 $\mu$	550 $\mu$	800 $\mu$	100 $\mu$

Die Faltungen des Dorsalsackbereiches dehnen sich weiter aus und hängen weit in das Lumen des 3. Ventrikels hinein. Durch Vergleich von Frontal- und Sagittalschnitten wurde die Form des gesamten Plexusbereiches als eine dreiseitige Pyramide ermittelt.

## 8. Entwicklungsstadium

(10 Embryonen mit Kopflängen von 25 mm bis 30 mm)

Abgesehen von geringfügigen Veränderungen kann man die Entwicklung der Zwischenhirndachregion in diesem Stadium als abgeschlossen betrachten. Epiphyse und der aus der Dorsalsackwandung eingefaltete Plexus chorioideus anterior haben ihre endgültige Gestalt erreicht. Die Epiphyse ist eng in die Spalte zwischen den beiden Großhirnhemisphären eingepaßt. Sie liegt mit ihrem basalen Teil dem Plexus eng an, und verbreitert sich oberhalb des

apikalen Poles desselben verhältnismäßig stark. Makroskopisch gesehen stellen beide Organe zwei auf den Spitzen übereinander stehende dreiseitige Pyramiden dar.

Von der Entwicklung des Plexus bleibt noch zu erwähnen, daß eine bisher ungefaltete, lang nach dorsal ausgezogene Dorsalsackspitze nun ebenfalls in tiefe Falten zerlegt ist. Ebenso beginnt an der bisher ungefalteten kaudalen Wand eine leichte Faltenbildung aufzutreten, deren Entstehung zum Teil vorerst nur durch eine Epithelverdickung markiert wird.

## 9. Entwicklungsstadium

(10 Embryonen mit Kopflängen von 30 mm bis 35 mm)

Die Epiphyse ist nunmehr fest mit der Dura mater verwachsen. Bemerkenswert ist noch eine weitere Ausbreitung der Epiphysentubuli rostral der am weitesten dorsal liegenden Plexusfalten, wodurch der apikale Plexusbereich gleichsam von Epiphysentubuli umgeben wird.

Das ursprünglich vorhandene Dorsalsacklumen wird nun restlos von Plexusfalten ausgefüllt, die weiterhin noch weit zwischen den medialen Thalamuspartien in den 3. Ventrikel hineinreichen.

## 10. Entwicklungsstadium

(12 Embryonen mit Kopflängen von 35 mm bis 40 mm)

Dieses letzte Stadium der Entwicklung bringt lediglich eine weitere Größenzunahme der Organe des Zwischenhirndaches. Mit Kopflängen von 40 mm bis 41 mm schlüpfen die Möven aus. Die folgende Tabelle zeigt die Größenverhältnisse der Epiphyse zum Zeitpunkt des Schlüpfens:

Kopflänge	Länge der Epiphyse	Breite (rostrokaudal)	Breite (bilateral)
36 mm	2650 $\mu$	760 $\mu$	840 $\mu$
36 mm	2860 $\mu$	740 $\mu$	980 $\mu$
36 mm	2530 $\mu$	600 $\mu$	810 $\mu$
37 mm	3640 $\mu$	900 $\mu$	1150 $\mu$
39 mm	3300 $\mu$	800 $\mu$	1050 $\mu$
41 mm	3700 $\mu$	1000 $\mu$	1100 $\mu$
42 mm	3730 $\mu$	1000 $\mu$	1200 $\mu$

### Morphogenese der Organe der Parietalregion

Nach Einsicht in die bisher vorliegende Literatur stellt sich die Notwendigkeit heraus, eine Zusammenfassung der Organentwicklung zu geben. Die darüber vorhandenen Angaben lassen sich zu vergleichenden Betrachtungen nur zum Teil heranziehen, da oft bei früheren Untersuchungen nur wenige Entwicklungsstadien bearbeitet wurden oder aber genaue Angaben über Größenverhältnisse, Bebrütungszeit bzw. Größe der Embryonen teils fehlen, teils nach völlig verschiedenen Maßstäben gegeben sind.

### Entwicklung der Epiphyse

Über die Brutdauer bis zur ersten wahrnehmbaren Andeutung einer Ausstülpung im Dach des Zwischenhirns, aus der sich bei weiterer Entwicklung die Epiphysenanlage bildet, fanden sich in der Zusammenfassung von Bargmann (1943) folgende Angaben. Nach Reissner und Reichert (1859) konnte bei einem 72 Stunden alten Hühnchen von 14 Ursegmenten eine leichte Ausstülpung des Zwischenhirndaches beobachtet werden, die sich zu einem nach rostral gerichteten Schlauch entwickelte. Nach v. Mihalkovics (1877) kommt der Zirbelfortsatz beim Hühnchen gegen die Mitte des 4. Tages zur Entwicklung.

In der Arbeit von Krabbe (1955) fehlen genauere Angaben über die erste Epiphysenausstülpung. Er schreibt in seiner Darstellung des Haupttyps der Epiphysenentwicklung:

„From the diencephalic roof, between the posterior commissur and the habenular commissur a little prominence develops at a rather early stage.“

Nach den Untersuchungen am Material von *Larcus canus* L. muß die erste flache Ausstülpung der Epiphyse nach einer Bebrütungsdauer von 2 bis 3 Tagen erfolgen. Das erste hier beschriebene Entwicklungsstadium zeigt die Epiphysenanlage nach 3 bis 4 Tagen Bebrütung schon als deutlich sichtbare Bucht mit einer Breite von  $105\ \mu$  und einer Länge von  $140\ \mu$  bei einem Embryo von 3 mm Kopflänge. In diesem Stadium reicht die Epiphysenausstülpung bis an das embryonale Schädeldach heran. Bei weiterer Entwicklung entsteht ein größerer Zwischenraum zwischen Epiphyse und Schädeldach, der von lockerem Bindegewebe ausgefüllt ist. Erst in den letzten Stadien der Entwicklung erreicht die Epiphyse wieder die Schädeldecke, verwächst mit der Dura mater und paßt



sich in den Raum ein, der zwischen den Großhirnhemisphären und dem Kleinhirn gebildet wird.

Die folgenden Entwicklungsstadien sind charakterisiert durch Bildung von Primärknospen aus dem Hauptschlauch der Epiphyse. Nach v. Mihalkovics (1877) wachsen gegen die Mitte des 5. Tages aus der Wand der Epiphysenanlage kleine, kugelige Vortreibungen in das umliegende Bindegewebe hinein und werden bald zu 0,02 mm bis 0,03 mm großen Hohlkugeln abgeschnürt. Nach eigenen Untersuchungen ergeben sich für Embryonen von *Larus canus* L. erste geringe Andeutungen der Knospenbildung als schwache Verdickungen im Epithel des Epiphysenschlauches bei 3,5 mm bis 5,5 mm Kopflänge. Das eigentliche Einsetzen der Primärknospenbildung fällt in die Zeit des 3. Entwicklungsstadiums bei Embryonen von 5,5 mm bis 7,5 mm Kopflänge. Das Lumen der größten in diesem Stadium schon vorhandenen Knospenanlage konnte mit 50  $\mu$  im Durchmesser gemessen werden.

Auch Krabbe spricht von einem Entwicklungsstadium, welches „is characterized by the germination of a large number of buttons from the outer wall of the epiphysis“. Über die Art der Hohlraum-bildung in den Knospen äußert Krabbe (1955) jedoch eine von den bisher vorhandenen Angaben stark abweichende Ansicht:

„In many of the buttons a central cavity is formed which originates spontaneously from the interior of the buttons and is not developed from the central canal, as some investigators have supposed.“

Diese Auffassung steht auch im Widerspruch zu meinen Beobachtungen. Bei einer genauen Verfolgung der Knospenbildung an lückenlosem Untersuchungsmaterial ist festzustellen, daß das Lumen der Knospen vom Beginn ihrer Bildung an mit dem Epiphysenschlauchlumen in offener Verbindung steht.

Kazimoto (1931) beschreibt die Follikelentwicklung der Epiphyse beim Leghornhühnchen. Dabei stellt er fest, daß sich die Follikel nicht durch eine Einsenkung der Lumenwand bilden, sondern durch Zellvermehrung in der Wandung des Hohlorgans. Für die Knospenentwicklung der Epiphyse bei *Larus canus* L. hat sich gezeigt, daß sowohl diese als auch jene Bildungsart beobachtet werden kann.

Die Epiphysenanlage hat nun eine keulenförmige Gestalt erreicht und kann in zwei Abschnitte eingeteilt werden:



1. in einem Stiel mit nur wenigen Knospenanlagen im oberen Teil,
2. in einen distalen, traubenförmigen Bereich mit sehr starker Knospen- und Follikelbildung.

Die Epiphyse hat jetzt eine Längenausdehnung von etwa 1 mm. Die Organanlagen des Zwischenhirndaches sind in diesem Stadium deutlich voneinander abzugrenzen und die Lagebeziehung der einzelnen Organe zueinander erfährt keine Veränderung mehr. So stehen die Organanlagen des Zwischenhirndaches in folgender Reihenfolge von rostral nach kaudal:



Abb. 6. *Larus canus*, Epiphysenverbindung zum 3. Ventrikel zwischen Commissura posterior (Cp) und Commissura habenularis (Ch). Das Lumen des 3. Ventrikels ist mit Plexusfalten angefüllt. Kopflänge 29 mm. Fix. nach Bouin; Azan. 124:1

1. Velum transversum,
2. Dorsalsack (Plexus chorioideus anterior),
3. Commissura habenularis,
4. Epiphyse mit bleibender Verbindung zum 3. Ventrikel (Abb. 6),
5. Commissura posterior.

Diese Reihenfolge stimmt überein mit den Angaben von Kleine (1929/30) und Krabbe (1955).

Beide Kommissuren schließen nicht unmittelbar aneinander an, sondern sind kaudal des Epiphysenursprungs noch durch eine deutlich von der Commissura posterior abzugrenzende Einschaltung getrennt. Gleiche Verhältnisse gibt Kleine (1930) für die Lagebeziehungen im Zwischenhirn von Anuren an.

Die Weiterentwicklung der Epiphyse ist durch starke Verbreiterung des distalen Teiles des keulenförmigen Organs gekennzeichnet. Es handelt sich dabei um eine Längenzunahme der Primärfollikel, aus deren Wand die Bildung von sekundären Knospen und Tubuli zu verfolgen ist. Besonders nach lateral erfolgt eine deutliche Organverbreiterung. In der noch nach rostral geneigten Lage erhält der distale Bereich auf Frontalschnitten eine länglich-ovale Form.

Im letzten Stadium erst erreicht die Epiphyse ihre endgültige Lage und zieht nun senkrecht nach dorsal. Der apikale Pol verwächst fest mit der Dura mater. Die Längenausdehnung des Organs beträgt bei 30 mm Kopflänge durchschnittlich 2,5 mm. Die Epiphyse einer eben geschlüpften Möwe wurde mit 3,7 mm Länge gemessen.

### Entwicklung des Plexus chorioideus anterior

Die Bildung des Dorsalsackes setzt mit der Vorwölbung einer schüsselförmigen Bucht ein. Diese anfangs nur flache Ausbuchtung stellt sich im 3. Entwicklungsstadium schon deutlich in halbkugeliger Form dar.

Der Durchmesser dieser frühen Dorsalsackanlage wurde an Sagittalschnitten bei Embryonen von 8 mm bis 10 mm Kopflänge mit etwa 1100  $\mu$  gemessen. Vorerst zeigen sich noch keine morphologischen Veränderungen. Lediglich an den Zonen der späteren Einfaltungen ist im angrenzenden Bindegewebe eine Vermehrung der Gefäße zu beobachten.

Erst bei Embryonen von 10 mm bis 15 mm Kopflänge zeigen sich regelmäßige, wellenförmige Faltenbildungen. Diese Primärfaltenbildung tritt besonders an den lateralen Bereichen der rostralen

Dorsalsackwand in Erscheinung. Auf einer Strecke von  $450\ \mu$  sind hier 8 bis 10 halbkugelige, bis  $25\ \mu$  in das Lumen des 3. Ventrikels vorgewölbte Falten verteilt. Die kaudale Wand bleibt in ihrer gesamten Ausdehnung ungefaltete. Die weitere Entwicklung dieses Zwischenhirndachbereiches ist charakterisiert durch erhebliche Vergrößerung dieser Faltungszonen. Die einzelnen Falten wachsen stark in das Lumen vor und bilden bald auch Verzweigungen aus. Dabei schließt das gefaltete Epithel nur noch schmale Bindegewebsstreifen als Umkleidung der zahlreichen in die Falten einbezogenen Kapillaren ein. Die Falten zeigen also schon das typische Bild der Plexusfalten.

In der weiteren Entwicklung des Plexus wird der gesamte Hohlraum des 3. Ventrikels mit den nun strauchförmig verzweigten Falten ausgefüllt, die hauptsächlich von einer breiten, bis  $300\ \mu$  in das Lumen ungefaltete vorspringenden Basis ausgehen. Erst am Ende der Entwicklung wird auch die bisher noch ungefaltete kaudale Wand in tiefe Falten zerlegt.

Der Plexuskörper hängt nun bei einer Ausdehnung in lateraler Richtung über 2 mm vom Dach des Zwischenhirns in den 3. Ventrikel hinein.

### Die Zellen der Epiphyse

Das Epiphysengewebe differenziert sich schon bei Embryonen von 4 mm bis 4,5 mm Kopflänge aus dem Gewebe der Hirnbläschenanlagen. Im Bereich der Epiphysenausstülpung bildet sich ein hochzylindrisches Epithel aus. Das Epithel der ersten Knospenanlagen gleicht anfangs dem noch undifferenzierten Epithel der frühesten Epiphysenanlage, bildet sich aber ebenfalls rasch zu langgestreckten, zylindrischen Zellen um. Die Kerne sind rund bis länglich-oval.

Im 4. bis 5. Entwicklungsstadium können die Bildungen von in das Epiphysenlumen hineinragenden Zellfortsätzen beobachtet werden. Es sind anfangs stiftförmige Fortsätze, die sich bald zu kolbigen Ausstülpungen vergrößern und auf eine Drüsenfunktion schließen lassen (Abb. 7). Bemerkenswert sind dazu noch Plasmastränge, die vom Kern aus in Richtung auf das Lumen ziehen und durch dichtere Granulation vom übrigen Zellplasma unterschieden werden können. Die Fortsätze ragen bis  $5\ \mu$  in das Lumen des Epiphysenschlauches hinein. Auch beim adulten Tier bleiben nun die Epithelzellen in ihrer Struktur unverändert.

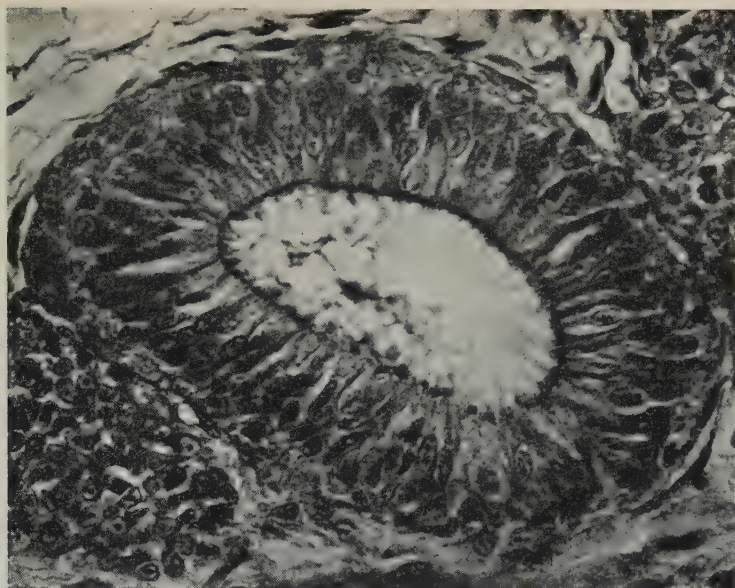


Abb. 7. Querschnitt durch einen Tubus einer Möwenepiphyse nach abgeschlossener Entwicklung. Sekretionserscheinung. Embryo von 35 mm Kopflänge. Susa fix.; Azan. 550:1

Im Lumen selbst findet sich eine basophile, blasige Substanz, darin eingeschlossen ausgestoßene Zellkerne. Diese Kerne finden sich zum Teil noch in direkter Plasmaverbindung mit dem Epithel. Bei einer Deutung dieser kolbenförmigen Fortsätze als Anzeichen für apokrine Sekretion könnte es sich bei diesen Kernen um ausgestoßene Anteile verbrauchter Drüsenzellen handeln.

An dieser Stelle soll noch auf Angaben in der Literatur hingewiesen werden, nach denen die Follikellumina der Vogelepiphyse allmählich eingeengt oder von Zellmaterial verschlossen werden. Nach Studnička (1905) können die Lichtungen durch Eindringen von Ependymzellen in das Lumen obliterieren. Auch Krause (1929) stellte eine Einengung oder ein totales Verschwinden der Lumina durch „Lagen kubischer Zellen“ fest, die sich dem Epithel außen anschmiegen. Funkquist (1912) beschreibt eine Ausfüllung der Lichtungen durch Astrocyten bei von ihm untersuchten Epiphysen vom Huhn. Zur Frage der Funktionsminderung der Epiphyse beschreibt Krabbe (1955) Epiphysen von untersuchten Embryonen von *Strix aluco* L. Er stellte fest, daß bei *Strix aluco* L.



„The epiphysis is absolutely rudimentary throughout fetal life.“

Bei den untersuchten Epiphysen von *Larus canus* L. kann dagegen weder von einem Verschwinden der Lumina noch von einem rudimentären Organ gesprochen werden. Das Wachstum der Organanlage dauert während der gesamten Entwicklungszeit an. Außerdem zeigen sich Sekretionserscheinungen, die auch an Epiphysen von adulten Tieren noch beobachtet werden können.

### Die Zellen des Plexus chorioideus anterior

Mit der Ausbildung des Dorsalsackes entwickelt sich in diesem Bereich ein typisches kubisches Epithel. Als Besonderheit bilden sich in das Lumen hineinragende unregelmäßige Fortsätze, die schon bei Embryonen von 14 mm bis 15 mm Kopflänge recht deutlich sichtbar werden. Dies könnte als Zeichen eines sezernierenden Epithels gedeutet werden. Die von Trost (1953) bei *Anguis fragilis* L. festgestellten Cilien am Epithel des Dorsalsackes konnten an meinem Material nicht aufgefunden werden. Es fehlten dazu Basalkörner und eine für Cilienbesatz charakteristische Regelmäßigkeit.

Am Ende der Entwicklung des Plexus ist das schmale, zwischen den Falten verbliebene Lumen von fädigen Strukturen ausgefüllt. Diese sind wabig oder netzförmig angeordnet und stehen mit langen, von den Epithelzellen ausgehenden Fortsätzen mit gleicher Färbbarkeit in Verbindung. Diese Substanz kann als geronnenes Sekret angesehen werden. Die Zellstruktur verändert sich auch beim adulten Tier nicht mehr.

### Über das Vorkommen von Pigment in der Epiphyse

Bei der Durchsicht des Untersuchungsmaterials konnte in zahlreichen Epiphysenpräparaten Pigment gefunden werden. Das erste schwache Pigmentvorkommen fand sich in Form kleiner, nur bei einer etwa 400fachen Vergrößerung sichtbarer, fein verteilter Körnchen. Größere Ansammlungen von gleichgroßen Körnchen waren dann regelmäßig bei Embryonen im Kopflängenbereich von 8 mm bis 11 mm zu beobachten. Sie fanden sich im Epithel über einen Bereich von 100  $\mu$  bis 200  $\mu$  in der Längsrichtung des Epiphysenschlauches verteilt. Bei 11,5 mm Kopflänge zeigt sich die erste dichtere Ansammlung von Pigmentkörnern. Es sind hier dicht aneinandergelagerte, kleine, rundliche Körner, die ebenfalls in einer Ausdehnung von etwa 200  $\mu$  auftreten. Unter Vermehrung



größerer Pigmentkörner und bei verschiedener Lagerung der Vorkommen im zentralen Teil der Epiphyse fanden sich diese Ansammlungen in allen Entwicklungsstadien (Abb. 8). Dabei ließ sich bei zunehmendem Entwicklungsalter eine deutliche Verdichtung der Pigmentansammlungen beobachten.

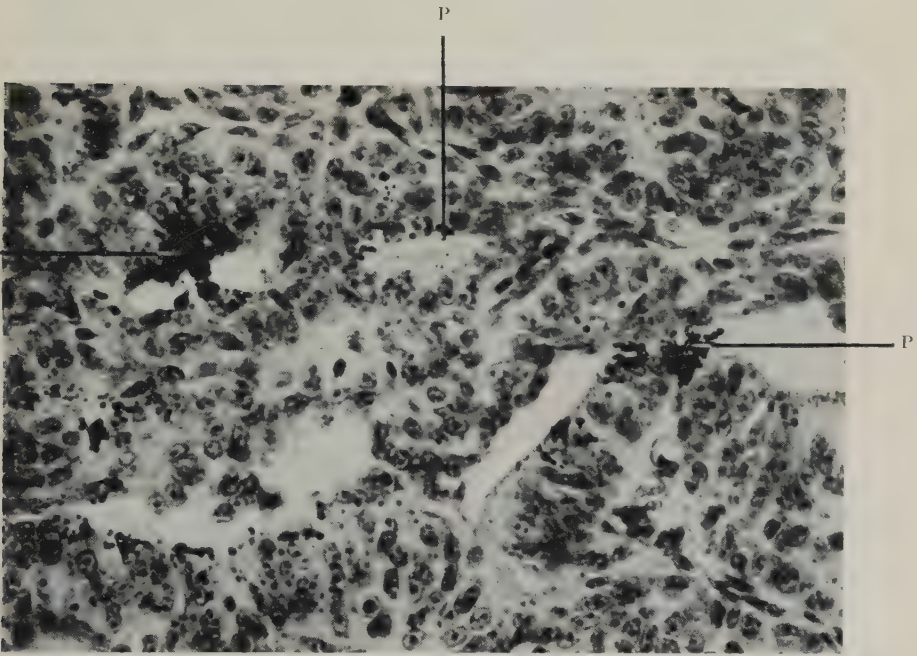


Abb. 8. Pigmentansammlungen (P) in der Epiphyse bei einem Embryo von *Larus canus* (36 mm Kopflänge). Fix. nach Bouin; Azan. 550:1

Bemerkenswert scheint hierzu noch die Feststellung, daß die Pigmentkörner in den Epithelzellen der Epiphysentubuli fast ausschließlich in den lumenwärtigen Zellpolen liegen. Dazu konnte beobachtet werden, daß Pigmentkörnchen in Plasmafortsätzen auftreten, die in das Lumen hineinragen. Diese Anordnung der Pigmentansammlungen läßt den Eindruck entstehen, daß Pigment aus den Epiphysenzellen in das Lumen der Epiphysentubuli ausgeschieden wird.

In den Epiphysenpräparaten von Möwenküken trat nur noch selten Pigment auf.

Eine Deutung dieser Pigmentvorkommen an den oben beschriebenen Stellen ist verhältnismäßig unsicher. Die Annahme einer Beziehung zum Pigmentvorkommen in der Parietalgegend bei Amphibien und Reptilien im Hinblick auf das ehemals funktionstüchtige Parietalauge wäre insofern möglich, als sich das Pigment im vorliegenden Falle besonders in embryonalen Stadien findet. Gegen diese Erklärung steht jedoch die Lage der Ansammlungen in zentralen Regionen der Epiphyse und nicht, wie man vermuten würde, am apikalen Pol derselben. Die zweite Möglichkeit, diese Vorkommen von Pigmentkörnern als Exkretionsprodukte zu deuten, ist wesentlich unwahrscheinlicher, da man die Pigmentansammlungen immer nur an einigen zentralen, im Verhältnis zur Größenausdehnung der gesamten Epiphyse sehr kleinen Bereichen beobachten kann. So konnte in der vorliegenden Arbeit nur auf das Vorhandensein von Pigment im Epiphysenkomplex von *Larus canus* L. hingewiesen werden. Eine weitere Untersuchung müßte Schnittserien von embryonalem Material anderer Vogelarten zum Vergleich hinzuziehen.

### Diskussion

Zur Frage der Bebrütungsdauer zu den einzelnen Entwicklungsperioden standen nur wenige Arbeiten älteren Datums zum Vergleich zur Verfügung. Mit geringen Abweichungen stimmen die Zeitangaben über die erste wahrnehmbare Epiphysenausstülpung mit den Befunden bei *Larus canus* L. überein.

Die beobachtete Art der Knospenentwicklung stimmt mit den Beschreibungen der Follikelentwicklung der Epiphyse von *Gallus domesticus* L. bei Mihalkovics (1877) und Kazimoto (1931) überein. Auch die von Mihalkovics angegebene Bebrütungsdauer bis zum Einsetzen der Knospenbildung läßt sich mit den Verhältnissen bei *Larus canus* L. in Einklang bringen. Eine von diesen Beschreibungen stark abweichende Art der Follikelentwicklung schildert Krabbe (1955) für seinen Haupttyp der Entwicklung der Vogelepiphyse. Diese Art der Entwicklung soll nach Krabbe auch für *Larus* gelten. In dem zu dieser Arbeit untersuchten Material konnten keine soliden Knospen am Epiphysenschlauch festgestellt werden, in denen sich erst bei weiterer Entwicklung, wie bei Krabbe beschrieben, spontan ein Hohlraum bildet.

Die Struktur der Epiphyse läßt sich mit dem zweiten der von Studnička (1905) aufgestellten drei Bautypen der Vogelepiphyse

vergleichen (siehe Einleitung). Der Aufbau der Epiphyse aus zahlreichen, miteinander in Verbindung stehenden Drüsentubuli konnte bestätigt werden. Abweichend von diesem Bautyp nach Studnička fand sich jedoch, daß der Epiphysenstiel hohl ist und eine bleibende offene Verbindung des verzweigten Schlauchsystems mit dem 3. Ventrikel darstellt. Wenn auch nur für die Embryonalzeit, so findet sich diese Beobachtung doch bestätigt bei Krabbe (1955):

“The club-like pineal body is hollow in its whole extension, and the cavity communicates with the third ventricle.“

Zur Frage der histologischen Struktur der Organe des Zwischenhirndaches stehen verschiedene Arbeiten zum Vergleich zur Verfügung. Nervenzellen konnte ich in keinem Präparat im eigentlichen Epiphysengewebe auffinden. Auch Antonow (1926) schreibt vom Epiphysenbereich der Säugetiere, daß

„die Drüse keine Nervenzellen hat, wie wir sie uns zur Zeit vorstellen“.

Dagegen finden sich in der Literatur häufig Angaben über Vorkommen von Sinneszellen im Bereich der Epiphyse. So beschreibt Kleine (1930) Sinneszellen im Gewebe der Epiphyse bei Anuren, Trost (1953) bei *Anguis*, *Chalcides* und *Natrix*. Sinnesnervenzellen mit ableitendem Neurit und Anzeichen einer Sekretion am dem Lumen zugewandten Zellpol beobachtete Friedrich-Freska (1932) bei Teleosteen. Im Zellmaterial der Epiphyse bei *Larus canus* L. konnten keine besonderen Zelldifferenzierungen festgestellt werden. Das Gewebe stellt sich vielmehr als einheitliches Drüsenepithel dar, wozu noch Friedrich-Freska (1932) anzuführen ist:

„Ich halte es jedoch für möglich, daß bei solchen Arten, bei denen die Sinneszellen ihren nervösen Charakter mehr und mehr aufgeben, auch der morphologische Unterschied der Zellarten geringer wird, so daß vielleicht eine Art Drüsenepithel entstehen kann, wie es bei den Vögeln der Fall zu sein scheint.“

Antonow (1926) bezeichnet die Epiphyse bei Säugern als Drüse, Kleine (1930) spricht von einer gewissen drüsigen Funktion der Epiphyse bei Anuren, und auch Studnička (1905) beschreibt an der Epiphyse von *Gallus domesticus* L. Spuren eines Sekretionsprozesses an den dem Follikellumen zugekehrten Enden der Zellen. Er erwähnt auch im Lumeninneren liegende Sekretmassen, die mit

Sekretballen am Epithel zusammenhängen. Dies stimmt im wesentlichen mit meinen Beobachtungen überein.

Über Pigmentvorkommen in der Vogelepiphyse konnten in der neueren Literatur keine Angaben gefunden werden. Studnička (1905) schreibt noch, daß Pigment in dem eigentlichen Epiphysengewebe nicht enthalten ist. Auch der von Klinkowström (1892) beschriebene Pigmentfleck bei *Sterna*, *Larus* und *Anser* stimmt zwar mit der Lage der Epiphyse überein, betrifft aber nicht das Gewebe derselben.

Das von Studnička (1905), Funkquist (1912) und Krause (1929) beschriebene Obliterieren der Epiphysenlichtungen konnte in der vorliegenden Arbeit nicht bestätigt werden.

Die in der Arbeit von Trost (1953) beschriebenen Cilien am Epithel des Plexus chorioideus anterior konnten am Material von *Larus canus* L. nicht beobachtet werden.

Abschließend soll eine Zusammenstellung der Organe der Parietalgegend nach Studnička (1905) angeführt werden:

1. Paraphyse, Paraphysis cerebri — Selenka (1890), Conarium — Burckhardt (1892), vordere Epiphyse — His (1892), preparaphysis — Sörensen (1894).
2. Velum transversum.
3. Dorsalsack — Goronowitsch (1888), Zirbelpolster — Burckhardt (1892), Parencephalon — v. Kupffer (1892), postparaphysis — Sörensen (1894).

Diese drei Teile faßt Studnička unter „Tela chorioidea superior“ zusammen.

4. Commissura habenularis, Comm. tenuissima — Gottsche (1835), Comm. superior — Osborn (1884) verbindet die beiden Ganglia habenulae (Tubercula intermedia — Gottsche).

Dieser Partie der Partialgegend gehört nach Studnička das vordere Parietalorgan an.

5. Pinealorgan, Conarium, Epiphysis cerebri, Glandula pinealis, Corpus pineale.
6. Schaltstück — Studnička, Pars intercalaris — Burckhardt.
7. Commissura posterior.

Für die Frage der Homologisierung der in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Organe der Parietalregion schließe ich mich der Meinung von Friedrich-Frekxa (1932) an, welcher schreibt:

„Der vor der Habenularcommissur gelegene Teil der Parietalgegend enthält keine sinnesorganartigen Bildungen.“



Er bezeichnet diese Region mit „Tela parietalis“. Homolog dem Parietalauge der Saurier ist demnach nur der kaudal der Commissura habenularis gelegene Bereich, den Friedrich-Frekxa bei Teleosteen in zwei Teile einteilt, in einen vorderen Abschnitt, das Parapinealorgan, und in einen hinteren Bereich, das Pinealorgan. Nach der Beschreibung dieser beiden Organe ist das Parapinealorgan schon bei den Teleosteen als rudimentär zu betrachten. Die Epiphyse der Vögel ist also dem von Friedrich-Frekxa als Pinealorgan bezeichneten hinteren Abschnitt der Parietalregion homolog zu setzen. Über die Frage der Homologie des Bereiches vor der Commissura habenularis schreibt Friedrich-Frekxa abschließend:

„Daher muß es vorläufig noch offenbleiben, ob das Dorsalsackchorioid und der Plexus chorioideus des 3. Ventrikels bei den Teleosteen im strengen Sinne miteinander homolog sind, und es erscheint angebracht, die Tela parietalis nur in ihrer Gesamtheit bei den einzelnen Arten zu homologisieren, nicht aber ihre einzelnen Abschnitte.“

Für die Verhältnisse bei Vögeln, speziell bei *Larus canus* L., kann jedoch mit Sicherheit nachgewiesen werden, daß der Faltenkomplex des Plexus chorioideus anterior aus dem Gewebe des embryonal angelegten Dorsalsackes gebildet wird.

### Zusammenfassung

Die angeführten Ergebnisse dieser Arbeit beziehen sich auf Material von *Larus canus* L.

1. Die Epiphysenanlage wird nach einer Bebrütungsdauer von zwei bis drei Tagen aus dem Zwischenhirndachepithel vorgestülpt. Von dem erst einfachen, ungegliederten Schlauch schnüren sich nach fünf bis sechs Tagen Bebrütung primäre Knospen in Form von Hohlkugeln ab, aus denen sich Drüsentubuli entwickeln.
2. Die Epiphyse entwickelt sich zu einem keulenförmigen Organ, liegt im Spalt zwischen Großhirnhemisphären und Kleinhirn und verwächst am apikalen Pol mit der Dura mater. Ihren Ursprung hat sie mit einer bleibenden, offenen Verbindung zum 3. Ventrikel zwischen der Commissura habenularis und der Commissura posterior.



3. Die Epiphyse ist dem hinteren Abschnitt der Parietalregion homolog und hat sich unter Funktionswechsel aus dem Bereich des Parietalauges entwickelt.
4. Die Epithelzellen der Epiphyse zeigen apokrine Sekretion.
5. Im Parenchym konnten von einem frühen Entwicklungsstadium an regelmäßige Pigmentansammlungen im zentralen Bereich des keulenförmigen Organs aufgefunden werden.
6. Nervenzellen oder Sinneszellen konnten im Epiphysenbereich nicht aufgefunden werden.
7. Der Plexus chorioideus anterior entwickelt sich aus dem Gewebe des embryonal angelegten Dorsalsackes als ein baumförmig verzweigter Faltenkomplex, der in den 3. Ventrikel hineinhängt.
8. An den Epithelzellen des Plexus chorioideus anterior konnten regelmäßig Plasmafortsätze beobachtet werden, die eine sekretorische Funktion dieser Zellen vermuten lassen.

### Schrifttum

- Antonow, A.: Zur Frage von dem Bau der Glandula pinealis. *Anat. Anz.* **60** (1925/26) 21–31.
- Bargmann, W.: Die Epiphysis cerebri. In: v. Möllendorffs Handbuch der mikroskopischen Anatomie, Bd. **VI/4**, 309–502. Springer-Verlag, Berlin 1943.
- Derenbach, K.: Über die Häufigkeit des Vorkommens quergestreifter Muskelfasern in der Epiphyse des Rindes. *Morpholog. Jb.* **91** (1951) 266–272.
- Friedrich-Freksa, H.: Entwicklung, Bau und Bedeutung der Parietalgegend bei Teleosteen. *Z. wiss. Zool.* **141** (1932) 52–142.
- Funkquist, H.: Zur Morphogenie und Histogenese des Pinealorgans bei den Vögeln und Säugetieren. *Anat. Anz.* **42** (1912) 111–123.
- Heinecke, H.: Kernkugeln in den Parenchymzellen der Schweineepiphyse. *Z. mikroskop. anat. Forsch.* **65** (1959) 282–288.
- Kazimoto, N.: Ref.: Über die Entwicklung der Pinealdrüse beim Huhn. *Jap. J. med. Sci.; Anat.* **4** (1934).
- Kleine, A.: Über die Parietalorgane bei einheimischen und ausländischen Anuren. *Jena. Z. Naturwiss.* **64** (1929/30) 339–376.
- Klinkowström, A. v.: Untersuchungen über den Scheitelfleck bei Embryonen einiger Schwimmvögel. *Zool. Jb. Anat.* **5** (1892) 177–183.
- Krabbe, K. H.: Development of the pineal organ and a rudimentary parietal eye in some birds. *J. comp. Neurol.* **103** (1955) 139–149.
- Quay, W. B.: Striated muscle in the mammalian pineal organ. *Anat. Rec.* **133** (1959) 57–60.

- Schmidt, R.: Von der sekretorischen Tätigkeit des Flimmerepithels in den Rathkeschen Cysten der Hypophyse des Meerschweinchens. Z. mikroskop. anat. Forsch. **65** (1959) 313—326.
- Studnička, F. K.: Die Parietalorgane. In: Oppels Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. Bd. V, G. Fischer, Jena 1905.
- Trost, E.: Die Entwicklung, Histogenese und Histologie der Epiphyse, der Paraphyse, des Velum transversum, des Dorsalsackes und des subcommissuralen Organs bei *Anguis fragilis*, *Chalcides ocellatus* und *Natrix natrix*. Acta anat. (Basel) **18** (1953) 326—342.

Dipl.-Biol. Hans Wetzig,  
Halle (Saale), Anat. Inst., Große Steinstr. 52

## **Muskeln und Gelenke der Hinterextremität des Gorillas (*Gorilla gorilla* SAVAGE et WYMAN, 1847)**

Von

**H. Preuschoft**

Mit 20 Abbildungen und 7 Tabellen

(Eingegangen am 8. März 1960)

### **Inhaltsverzeichnis**

	Seite
I. Einleitung .....	433
II. Untersuchungsmaterial .....	440
III. Befunde	
1. Allgemeine Charakteristik der unteren Extremität der Pongiden	440
2. Regio inguinalis .....	442
3. Spezielle Beschreibung des Muskelsystems	
a) Hüftmuskeln .....	445
b) Adduktoren .....	457
c) Beuger des Kniegelenkes .....	461
d) Strecker des Kniegelenkes .....	467
e) Dorsalflexoren des Fußes und Zehenstrecker .....	469
f) Plantarflexoren des Fußes und <i>M. popliteus</i> .....	477
g) Lange Zehenbeuger .....	479
h) Muskeln der <i>Planta pedis</i> .....	482
i) Muskeln des Großzehenballens .....	492
k) Muskelgewichte .....	496
4. Bänder und Gelenke	
a) Bänder des Beckens .....	501
b) Hüftgelenk .....	502
c) Kniegelenk .....	504
d) Verbindungen zwischen Tibia und Fibula .....	507
e) Fuß- und Zehengelenke .....	508

5. Bewegungsmöglichkeiten der Gelenke und Muskelfunktionen	515
a) Hüftgelenk .....	517
b) Kniegelenk .....	521
c) Fuß- und Zehengelenke .....	525
IV. Zusammenfassung .....	534
V. Schrifttum .....	537

## I. Einleitung

Während über das Skelettsystem der drei rezenten Pongiden — Schimpanse, Gorilla und Orang-Utan — zahlreiche Untersuchungen vorliegen, die einen guten Überblick über ontogenetische Proportionsänderungen und die Variabilität vermitteln, trifft dies für die Weichteil-anatomie des Bewegungsapparates keineswegs zu. Nicht einmal die „normale“, d. h. für den Durchschnittsfall geltende Morphologie der Muskulatur ist für die Pongiden auch nur annähernd so gut bekannt wie für den Menschen. Am häufigsten und eingehendsten wurde bisher der Orang-Utan untersucht, während eigenartigerweise über Schimpanse und Gorilla weit weniger vollständige Angaben vorhanden sind.

Im Hinblick auf den Gorilla ist diese Situation besonders bedauerlich, weil trotz der Schutzmaßnahmen der Bestand verschiedener geographischer Gruppen bereits gefährdet ist. Wenn auch noch in neuester Zeit reichlich Skelettmaterial in die Institute und Museen gelangt, so sind doch gut konservierte ganze Tiere, die für eine morphologische Untersuchung der Weichteile in Frage kommen, ausgesprochen selten. Aus diesem Grund wurde die Gelegenheit wahrgenommen, die Muskulatur, Gelenke und Bänder der Hinterextremität von zwei Tieren sowie eines abgesetzten Fußes zu präparieren und zu beschreiben.

Mit Ausnahme der Monographie von Raven (1950) sind die Publikationen über das Muskelsystem des Gorillas älteren Datums (vgl. Tab. 1). Insgesamt liegen vollständige Angaben über die gesamte Muskulatur von 10 Flachlandgorillas vor, hinzu kommen einige, zum Teil erschöpfende Darstellungen der Fußmuskulatur, des weiteren findet sich eine Anzahl von Einzelbefunden in verschiedenen vergleichend anatomischen Arbeiten. Auch unter Berücksichtigung sämtlicher Literaturangaben ist es zur Zeit noch unmöglich, die Fragen nach der individuellen Variabilität, nach möglichem Geschlechtsdimorphismus oder wachstumsbedingten

Tabelle 1

In den Arbeiten von Keith (1890, 1899, 1923), die Aussagen über Gelenke,  
fehlen Angaben über das zugrunde liegende

Autor	Jahr	Geschlecht des Tieres	Alter	Gesamt- länge in cm
Bischoff	1880	♀	inf.	60
Chapman	1878	♀	inf.	52
Deniker	1886	♀	Fetus	19,6
Deniker	1886	♀	inf.	62
Duvernoy	1855	♂	ad.	—
Hepburn	1892	♂	juv.	—
Macalister	1873	♀	juv.?	—
Pira	1913	♀	juv.	96
Raven	1950	♂	ad.	—
Sommer	1907	♀	ad.	103
Raven	1936	—	—	—
Rothschuh	1888	—	juv.?	65
Straus	1930	♀	ad.	—
Eisler	1890	♀	juv.	85
Eisler	1895			
Frey	1913	—	—	—
Hafferl	1929	—	—	—
Hartmann	1883	♂	juv.?	—
Hartmann	1883	♂	inf.?	—
Hartmann	1883	♀	juv.?	—
Huxley	1864	—	—	—
Kelly	1880	—	—	—
Klaatsch	1902	♂	inf.	35
Kleinschmidt	1951	♂	ad.	—



## Übersicht über die bisher vorliegende Literatur

Bänder und Muskeln, teilweise auch über Muskelfunktionen enthalten, Material. Sie wurden daher nicht berücksichtigt.

Gegenstand der Untersuchung	Bemerkungen
gesamtes Muskelsystem	
gesamtes Muskelsystem	
gesamtes Muskelsystem mit Innervation	
gesamtes Muskelsystem mit Innervation	
gesamtes Muskelsystem, Bandapparat	
gesamtes Muskelsystem mit Innervation	
gesamtes Muskelsystem	
gesamtes Muskelsystem, teils mit Innervation	lebte kurze Zeit in Gefangenschaft
gesamtes Muskelsystem mit Innervation	
gesamtes Muskelsystem mit Innervation	lebte mehrere Jahre in Gefangenschaft
Beugemuskulatur des Fußes	
Unterschenkel- und Fußmuskulatur	
Fußmuskulatur mit Innervation	G. beringei
Nerven- und Gefäßsystem	
Einzelbefunde von mehreren Muskeln	das gleiche Tier wie 1890
M. triceps surae	
Gelenke und Bänder des Fußes, Bewegungen und Funktionen	
Einzelbefunde an mehreren Muskeln	lebte mehrere Jahre in Gefangenschaft
Einzelbefunde an mehreren Muskeln	
Einzelbefunde an mehreren Muskeln	
Einzelbefunde an mehreren Muskeln	
M. sartorius	das gleiche Tier, das Chapman 1878 beschrieb
M. biceps femoris	
Einzelbefunde an mehreren Muskeln	lebte 7 Jahre in Gefangenschaft

Tabelle 1

Autor	Jahr	Geschlecht des Tieres	Alter	Gesamt- länge
Lunn	1948	—	—	—
Miller	1947	—	—	—
Morton <sup>1</sup>	1924	♂	juv.?	—
Ranke	1897	♀	inf.	2
Sawalischin	1911	—	—	—
Sawalischin	1911	—	—	—
Symington	1889	♂	—	—
Stewart	1936	♂	„jung“	—
Stewart	1936	♀	„jung“	—
Vallois	1914	♀	„jung“	—
Weidenreich	1922	—	—	—
van Westrienen	1906	♂	juv.?	—

<sup>1</sup> Außer dem angegebenen Tier stand dem Autor noch der Fuß des G.

<sup>2</sup> Aus dem Maßstab der Abbildung des Plexus lumbosacralis ist eine

Tabelle 2

Maße der untersuchten Gorillas in Millimetern	Tier B	Tier C
1. Stammlänge (Sitzhöhe) .....	356	687
2. Körperlänge (Maße Nr. 3 + 16 + 17) .....	551	1076
3. Cephalo-thoraco-abdominal-Höhe (Symphysis-Scheitel) .....	320	614
4. Rumpflänge (Suprasternale-Symphysis) .....	197	404
5. Acromialhöhe (Symphysis-Verbindungsline zwischen beiden Acromia) .....	212	440
6. Schulterhöhe (Differenz der Maße Nr. 5 — 4) .....	15	36
7. Brustwarzenlage (Symphysis-Verbindungsline zwischen beiden Brustwarzen) .....	165	332
8. Nabellage (Symphysis-Nabel) .....	46	83
9. Schulterbreite (Acromion-Acromion) .....	140	264
10. Hüftbreite (Trochanter maior-Trochanter maior) .....	100	243
11. Brustwarzenabstand .....	65	138
12. Brustbreite (in Höhe der 4. Rippe) .....	115	215
13. Brusttiefe (in Höhe der 4. Rippe) .....	90	162
14. Brustumfang (in Höhe der 4. Rippe) .....	355	725
15. Länge der unteren Extremität (Maße Nr. 16 + 17) .....	231	462
16. Oberschenkellänge (Trochanter maior-Epicondylus fe- moris lateralis) .....	114	227
17. Knie-Fußsohlen-Abstand .....	117	245

(Fortsetzung)

Gegenstand der Untersuchung	Bemerkungen
Leistengegend	
Leistengegend	
M. peroneus tertius und M. peroneus digiti V	5 $\frac{1}{2}$ jähriges Tier, das kurze Zeit in Gefangenschaft gelebt hat
Einzelbefunde von mehreren Muskeln mit Innervation	
M. flexor digitorum brevis	zwei verschieden alte Tiere aus der Züricher Sammlung
M. flexor digitorum brevis	
Einzelbefunde von mehreren Muskeln	
Rumpfmuskulatur, Leistengegend	G. beringei
Rumpfmuskulatur, Leistenregion	
Kniegelenk mit Bändern	
Gelenke und Bänder, Bewegungen und Funktionen	
Kniegelenk, Bänder und Bewegungen	

beringei zur Verfügung, den Straus 1930 beschrieb.

Scheitel-Steiß-Länge von etwa 45 cm zu erschließen.

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Maße der untersuchten Gorillas in Millimetern	Tier B	Tier C
18. Tibiallänge (Condylus tibiae medialis-Malleolus medialis)	93	180
19. Fußlänge (Ferse-Spitze der 3. Zehe) .....	111	213
20. Länge des Hallux (Ferse-Spitze der 1. Zehe) .....	90	173
21. Fußbreite (über den Metatarso-Phalangealgelenken der 2. bis 5. Zehe) .....	34	61
22. Länge der oberen Extremität (Maße Nr. 23 + 24 + 25)	314	654
23. Oberarmlänge (Acromion-Epicondylus lateralis humeri).	118	235
24. Länge des Radius .....	105	217
25. Handlänge (Verbindungsline zwischen den Processus styloidei radii und ulnaris-Spitze des 3. Fingers) .....	91	202
26. Daumenlänge (Processus styloides radii-Spitze des Daumens) .....	54	98
27. Handbreite (über den Metacarpo-Phalangealgelenken des 2. bis 5. Fingers) .....	47	83
28. Durchschnittlicher Kopfdurchmesser (Maße Nr. $\frac{30 + 32 + 33}{3}$ ) .....	97,3	134
29. Durchschnittlicher Kopfumfang (Maße Nr. $\frac{34 + 35 + 31 + 36 + 37}{3}$ ) .....	326	458

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Maße der untersuchten Gorillas in Millimetern	Tier B	Tier C
30. Größte Kopflänge (Glabella-Inion) .....	125	192
31. Nasion-Inion-Länge .....	124	190
32. Größte Breite des Hirnschädels .....	97	135
33. Ohrhöhe des Kopfes .....	70	75
34. Größter Kopfumfang (auf der Glabella-Inion-Linie) ....	368	522
35. Sagittalbogen (Nasion-Inion, über den Scheitel) .....	187	260
36. Transversalbogen (Tragion-Tragion, über den Scheitel)	202	250
37. Biauricularbreite .....	98	152
38. Gesamte Kopfhöhe (Kinn-Scheitel) .....	124	206
39. Morphologische Gesichtshöhe (Kinn-Nasion) .....	79	125
40. Obergesichtshöhe (Mund-Nasion) .....	60	80
41. Jochbogenbreite .....	89	142
42. Nasenhöhe .....	47	66
43. Nasenbreite .....	34	58
44. Innere Augenwinkelbreite .....	18	28
45. Äußere Augenwinkelbreite .....	61	90
46. Mundbreite .....	48	78
47. Ohrlänge .....	47	60
48. Ohrbreite .....	31	37
1 a. Zweite Stammlänge (Scheitel-Spitze des Os coccygis)	336	665
9 a. Breite über den beiden Mm. deltoidei .....	168	350
10 a. Größter Abstand zwischen beiden Cristae iliacae .....	112	273
28 a. Mittelwert aus größter Kopflänge und größter Kopfbreite	111	163

## Maße des abgesetzten und enthäuteten Fußes A (in Millimetern)

19. Fußlänge .....	245
20. Länge des Hallux .....	213
21. Fußbreite .....	68

Tabelle 3

## Die wichtigsten Proportionen der untersuchten Gorillas

	Maß Nr.	Tier B	Tier C
Relativer Brustumfang .....	14/4	180,2	179,4
Relative Schulterbreite .....	9/4	71,0	65,3
Relative Hüftbreite .....	10/4	50,8	60,1
Brustindex .....	12/13	127,8	132,7
Relative Beinlänge .....	15/4	117,2	114,3
Relative Armlänge .....	22/4	159,4	161,9
Relative Oberarmlänge .....	23/4	59,9	58,1
Intermembralindex .....	22/15	135,9	141,5
Cruralindex .....	18/16	81,6	79,3
Brachialindex .....	24/23	89,0	92,3
Relative Fußlänge .....	19/4	56,3	52,7
Relative Handlänge .....	25/4	46,2	50,0
Relative Handbreite .....	27/25	51,6	41,1
Relative Fußbreite .....	21/19	30,6	28,6

Tabelle 3 (Fortsetzung)  
Die wichtigsten Proportionen der untersuchten Gorillas

	Maß Nr.	Tier B	Tier C
Relative Daumenlänge .....	26/25	59,3	48,5
Relative Länge der großen Zehe .....	20/19	81,1	81,2
Relative Kopfgröße .....	28/4	49,4	33,2
Relative Gesichtshöhe .....	39/4	40,1	30,9
Kopfindex .....	32/30	77,6	70,3
Gesichtsindex .....	40/41	67,4	56,3
Nasenindex .....	43/42	72,3	88,0
Interocularindex .....	44/41	20,2	19,7
Relative Obergesichtshöhe .....	40/28	61,6	59,7
Relative Nasenhöhe .....	42/40	78,3	82,6

Proportionen des abgesetzten und enthäuteten Fußes A

Relative Fußbreite .....	21/19	27,8
Relative Länge der großen Zehe .....	20/19	86,9

Proportionsänderungen sicher zu beantworten. Weiterhin interessiert das Problem morphologisch unterscheidbarer Gruppen, vor allem der Abgrenzbarkeit des Berggorillas als eigener Unterart. Für die letztere Frage spielt die genaue Kenntnis des anatomischen Baues des Fußes eine besondere Rolle. Hierzu ist zu bemerken, daß sich unsere Kenntnis der Weichteil Anatomie des Berggorillas auf die Befunde am rechten Fuß eines einzigen Individuums beschränkt.

In der vorliegenden Arbeit sollen zunächst die morphologischen Befunde mitgeteilt werden, wobei zuerst das Muskelsystem, danach die Gelenke und Bänder beschrieben werden. Die der Literatur entnommenen Angaben werden jeweils in unmittelbarem Anschluß an die Befundbeschreibung jedes Muskels bzw. Gelenkes diskutiert. Danach werden die Trockengewichte der einzelnen Muskeln mitgeteilt, um eine ungefähre Vorstellung von ihrer möglichen relativen Leistung zu vermitteln.

Abschließend soll der Versuch unternommen werden, aus Lage und Verlauf der Muskeln und der Prüfung der passiven Beweglichkeit der Gelenke am Präparat einen ersten Überblick über die Beziehung zwischen Funktion und anatomischem Bau der Hinterextremität des Gorillas zu gewinnen.



## II. Untersuchungsmaterial

Die Präparationen wurden an drei verschiedenen Tieren durchgeführt. Der Kürze wegen werden die Präparate im Text meist mit den folgenden Buchstaben bezeichnet:

- A = linker Fuß eines männlichen Gorillas im Alter von etwa 5 bis 6 Jahren. Der Fuß war im oberen Sprunggelenk abgesetzt und stammt von einem im Verhältnis zum angegebenen Alter recht großen Tier, das lange Zeit in Gefangenschaft lebte.
- B = beide Hinterextremitäten eines männlichen Gorillakindes von etwa 1 bis 1½ Jahren; Import aus Spanisch-Guinea.
- C = beide Hinterextremitäten eines halbwüchsigen männlichen Gorillas von etwa 5 Jahren. Dieses Tier war offenbar etwas kleiner als Tier A und lebte ebenfalls einige Zeit in Gefangenschaft.

Vor der Präparation wurden die Tiere nach der Methode von A. H. Schultz (1927) gemessen. Die Maße sind in Tabelle 2, die wichtigsten Proportionen (nach A. H. Schultz, 1958) in Tabelle 3 zusammengestellt.

Für die Anregung zu dieser Arbeit und die Überlassung des Materials bin ich Herrn Prof. Dr. D. Starck zu Dank verpflichtet.

## III. Befunde

### 1. Allgemeine Charakteristik der unteren Extremität der Pongiden

Die Hinterextremität der Pongiden unterscheidet sich vom menschlichen Bein einmal durch ihre Proportionen und zum anderen durch die gesamte Gestalt. Vor allem fällt auf, daß die Beinlänge (Trochanter maior-Fußsohle), verglichen mit der Länge der vorderen Rumpfwand (Suprasternale-Symphysion) bei allen Pongiden im Verhältnis wesentlich kürzer ist als beim Menschen. Wenn die Länge der vorderen Rumpfwand gleich 100 gesetzt wird, betragen die relativen Beinlängen nach A. H. Schultz (1958) für

Homo	169
Pan	127
Gorilla	124
Pongo	116.

Während sich am Bein des Menschen Muskeln und Sehnen unter der Haut abzeichnen, zeigt das Oberflächenprofil des Pongidenbeines wesentlich weniger Details. Unter anderem fehlen den Pongiden die für das Menschenbein charakteristischen Bildungen der Waden und des Gesäßes. Der Grund hierfür liegt vor allem darin, daß hier die Muskeln meist nur sehr kurze freie Sehnen besitzen,

häufig werden die Sehnen sogar bis dicht an die Insertion von Muskelfasern begleitet.

Des weiteren sind Beinform und -stellung der Pongiden andere als beim Menschen. Bei diesem können Hüft- und Kniegelenk vollständig gestreckt werden und befinden sich auch während des Stehens und in wichtigen Phasen des Gehens in Streckstellung, wogegen die Pongiden bei der quadrupeden Fortbewegung das Kniegelenk nur sehr selten, das Hüftgelenk niemals völlig strecken. Bei vielen Individuen scheint eine Streckung des Kniegelenkes überhaupt unmöglich zu sein. Die Bipedie des Menschen bedingt das physiologische Genu valgum („X-Bein“), sowie die annähernd frontal gestellte Bewegungsachse des Kniegelenkes, wodurch der Körperschwerpunkt immer über dem Unterstützungspunkt gehalten werden kann. Die Pongiden besitzen dagegen ein physiologisches Genu varum („O-Bein“) und halten das Bein in erheblicher Abduktion im Hüftgelenk, weswegen sich die verlängerten Bewegungsachsen beider Kniegelenke unter einem nach hinten offenen — je nach der Beinstellung veränderlichen — Winkel schneiden.

In engem Zusammenhang mit der Fortbewegungsweise und der Beinstellung steht auch die Form des Beckens, das bei den Pongiden durch die langen, frontal gestellten Darmbeine gekennzeichnet ist. Auf diese Verhältnisse wird später noch näher einzugehen sein (s. S. 517). Der Fuß der Pongiden ist im Gegensatz zum menschlichen Fuß stets mehr oder weniger adduziert und supiniert. An ihm fällt besonders der bewegliche und in Ruhestellung weit abgepreizte Hallux auf, mit dessen Beweglichkeit wohl die kräftige Ausbildung der Fußmuskulatur in Zusammenhang steht.

Trotz aller Gemeinsamkeiten in der Fortbewegungsweise, die die Pongiden in Gegensatz zum Menschen stellen, unterscheiden sie sich auch untereinander in Einzelheiten des Verhaltens, die in Zusammenhang mit ihrem speziellen Lebensraum stehen: Der Orang-Utan ist ein einseitig spezialisierter Baumbewohner, der den Erdboden meidet. Der Schimpanse klettert ebenfalls sehr gewandt, geht jedoch oft auf den Boden und vermag sich dort geschickt zu bewegen. Der Gorilla klettert dagegen selbst als Jungtier seltener und ungeschickter als der Schimpanse, ältere Tiere halten sich schließlich überwiegend am Boden auf.

Diese unterschiedliche Lebensweise läßt Verschiedenheiten im anatomischen Bau der unteren Extremität, besonders des Fußes,

erwarten. Tatsächlich finden sich differente Baueigentümlichkeiten im Muskelsystem, im Bandapparat und vor allem in den Proportionen der Gliedabschnitte. Diese Unterschiede zwischen dem Gorilla und den beiden anderen Pongiden werden im speziellen Teil jeweils bei der Besprechung der betreffenden Region hervorgehoben werden.

## 2. Regio inguinalis

Die Darmbeine aller Pongiden sind sehr gestreckt und reichen nahe an die letzte Rippe heran. Dadurch wird die Entfernung zwischen Spina iliaca anterior superior und Symphyse besonders groß. Das erfordert Strukturen, die den Kaudalrand der Bauchdecken

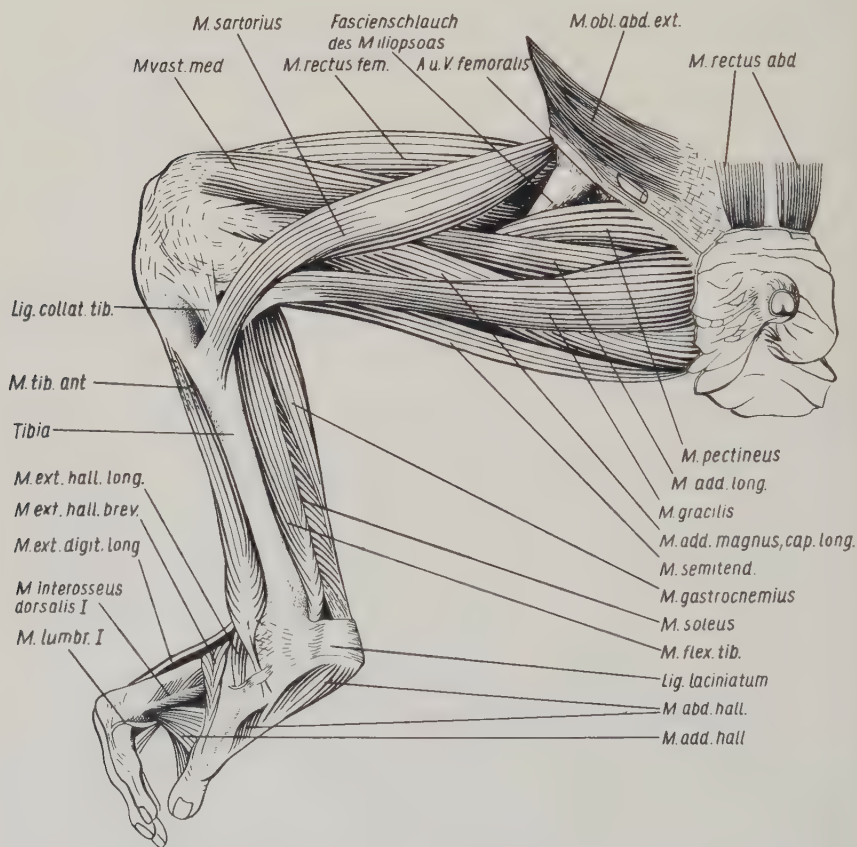


Abb. 1 Oberflächliche Schicht der Beinmuskulatur. Rechtes Bein des jüngeren Tieres. Ansicht von medial

fixieren. Beim Menschen wird diese Funktion durch das Leistenband erfüllt. Der Unterrand der Aponeurose des *M. obliquus abdominis externus* ist dort verstärkt und straff zwischen *Spina iliaca anterior superior* und Symphyse ausgespannt. Diese Verstärkung fehlt beim Gorilla. Der Muskelteil des *M. obliquus abdominis externus* reicht weiter nach kaudal, und die Sehnenfasern der Aponeurose sind kürzer als beim Menschen (Abb. 1). Ein Streifen von Sehnenfasern setzt den Muskelursprung über die *Spina* hinaus auf den Acetabularrand des Ilium fort. Dieser „Schenkelbogen“ ist ein Teil des noch zu beschreibenden „Septum intermusculare iliaceum“. Die gemeinsame Insertion dieses Faserzuges, der Aponeurose und der verstärkten Bauchfascie reicht von der *Eminentia iliopectinea* bis zur Symphyse. Der äußere Leistenring ist sehr eng. Der Boden des Leistenkanals wird von Fasern der Aponeurose und der Fascie gebildet, die sich nach innen umschlagen. Sie entsprechen dem *Lig. lacunare* (Gimbernati) des Menschen. Nach kranial wird der Leistenkanal durch Fleischfasern des auffallend dicken *M. obliquus abdominis internus* begrenzt. Diese entspringen am Darmbeinkamm und vom lateralen Teil des erwähnten „Schenkelbogens“. Der *M. transversus abdominis* erscheint viel schwächer als der *M. obliquus abdominis internus*, und sein Ursprung reicht nicht über die *Crista iliaca* hinaus.

Die *Lacuna vasorum* ist sehr eng, weil die Insertion der Bauchmuskeln die *Eminentia iliopectinea* erreicht. Der durch die *Lacuna musculorum* verlaufende *M. iliopsoas* ist von einem Fascienschlauch eingehüllt (Abb. 1 und 2). Dieser geht oben in die Bauchfascie und den Schenkelbogen, zu beiden Seiten der Muskeln in die Gleitrinne unter dessen Sehne über. Lateral ist die Fascie am Acetabularrand des *Os ilium* angeheftet. Sie vereinigt sich hier mit der Fascie der *Mm. glutei* und bildet eine derbe Bindegewebsplatte, aus der die Ursprungssehnen des *M. sartorius* und des *M. rectus femoris* hervorgehen (Abb. 2). Sowohl dorsal wie ventral breiten sich Muskelursprünge auf dieser Platte aus<sup>1</sup>. Dieses „Septum“ steht auch mit der Gleitrinne (s. S. 446) des *M. iliopsoas* in Verbindung. Es ist also gleichzeitig: a Fascie der *Mm. glutei*, b Teil des Fascienschlauches des *M. iliopsoas*, c gemeinsame Ursprungssehne der *Mm. sartorius* und *rectus femoris*, d in

---

<sup>1</sup> Sommer bezeichnet sie als „Fascienblatt S“. Wir schlagen die Bezeichnung „Septum intermusculare iliaceum“ vor.



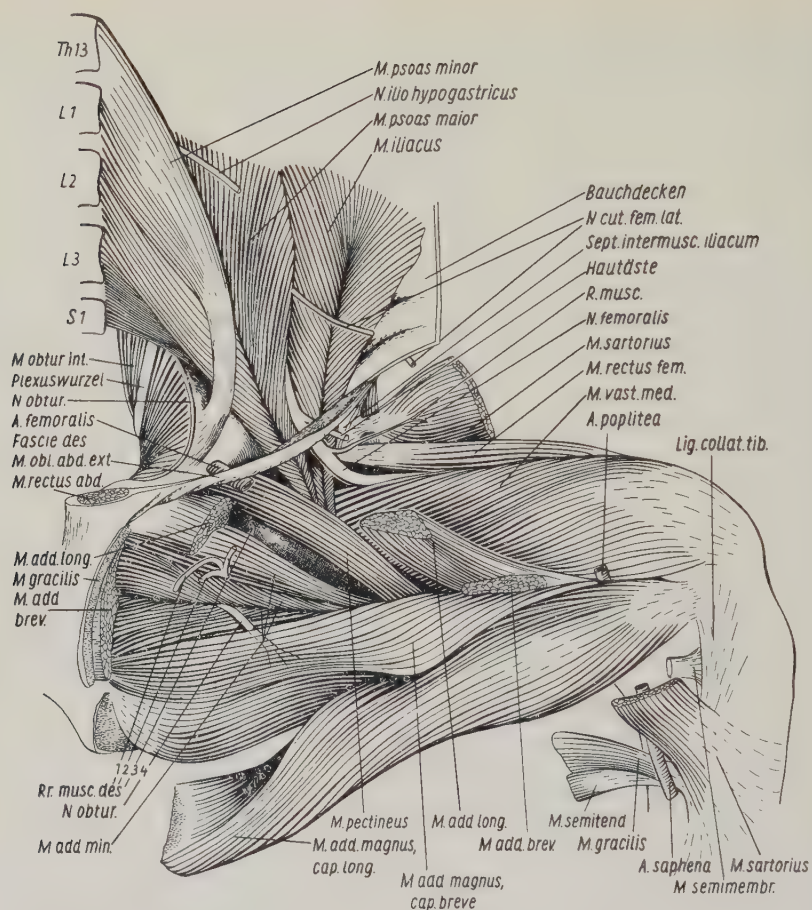


Abb. 2. Tiefe Schicht der Oberschenkelmuskeln. Linkes Bein des älteren Tieres. Ansicht von medial. Die Bauchmuskeln sind von der Aponeurose des M. obliquus abdominis externus und der mit ihr verbundenen Fascie abgetrennt und zurückgeschlagen. Der Fascienschlauch des M. iliopsoas ist entfernt. Die mit den Ziffern 1 bis 4 bezeichneten Äste des N. obturatorius versorgen folgende Muskeln: M. gracilis (1), M. adductor brevis (2), M. adductor longus (3) — 2 Äste —, Caput breve des M. adductor magnus (4). Auf dem M. obturatorius internus ist ein Nervenstamm des Plexus sacralis zu sehen („Plexuswurzel“). Die Durchtrittsstellen der großen Gefäße sind gekennzeichnet

seinem oberen Teil Schenkelbogen und Ursprung des M. obliquus abdominis internus.

**Variabilität:** Die Befunde an fünf Tieren sind einheitlich, die Deutung und die Terminologie der Autoren differieren jedoch. Miller und Lunn bezeichnen die beschriebene Struktur ebenso wie beim Menschen als „Lig. inguinale“, Waterman als „Lig. Pouparti“. Raven erklärt, ein Leistenband sei nicht ausgebildet. Stewart beschreibt die Leistengegend von zwei



jungen Gorillas und anderen Pongiden und zieht daraus den Schluß: „Regardless the possibility that thickening (gemeint ist der Unterrand der Aponeurose des *M. obliquus abdominis externus* und der Schenkelbogen; Anm. d. Verf.) may occur at a later stage in life, there seems no basis for saying that a true inguinal ligament (i. e. as known in man) is present in any of the anthropoids.“ Wir möchten uns dieser Auffassung anschließen, jedenfalls soweit sie den Gorilla betrifft.

Das Septum intermusculare iliacum scheint immer vorhanden zu sein. Ausdrücklich beschrieben ist es bei Sommer, Pira, Stewart und bei Raven, der es als Teil der Fascia lata betrachtet.

### 3. Spezielle Beschreibung des Muskelsystems

#### a) Hüftmuskeln

Der *M. iliopsoas* wurde nur an Tier C ganz durchpräpariert. Er besteht aus den drei *Mm. psoas maior*, *psoas minor* und *iliacus* (Abb. 2).

1. Der *M. psoas maior* entspringt von den Seiten des letzten (13.) Brust- und aller drei Lendenwirbelkörper. Sein Ursprung greift auf die Querfortsätze und auf das tiefe Blatt der Fascia thoraco-lumbalis über. Er ist mit dem *M. quadratus lumborum* verwachsen, so daß zwischen beiden keine deutliche Grenze zu erkennen ist. Ein Teil des *M. psoas maior* entspringt auch vom medialen Drittel der Crista iliaca und verdeckt hier den *M. iliacus*.

2. Der *M. psoas minor* besteht aus einem Muskelfaserbündel, das sich von der oberflächlichen Schicht des *M. psoas maior* absondert und mit einer breiten Sehne an der Eminentia iliopectinea ansetzt.

3. Der *M. iliacus* bildet eine dicke Muskelplatte, die die Innenfläche des Darmbeines bedeckt. Der Ursprung auf der Crista iliaca dehnt sich bis an die Fascia thoraco-lumbalis aus und greift auf die Innenfläche des Os ilium über. Das mediale Drittel der Muskelplatte, das vom *M. psoas maior* verdeckt wird, ist dünner als der laterale Teil.

Der gesamte Muskel ist kompliziert gefiedert. Seine drei Anteile vereinigen sich noch vor dem Eintritt in die Lacuna musculorum. Hier beginnt die an der Unterseite des Muskels gelegene Sehne. Die Oberseite bleibt dagegen bis zur Insertion am Trochanter minor fleischig (Abb. 2). Zwischen Spina iliaca anterior inferior und Eminentia iliopectinea zieht die Sehne über den Rand des Beckens. Hier findet sich bei dem größeren Tier C ein Schleimbeutel.

Beim Menschen verläuft die Sehne in einer mit Bindegewebe ausgekleideten Gleitrinne über die Kante des Ilium. Diese Rinne ist beim Gorilla viel weniger deutlich ausgebildet (vgl. S. 443).

*Innervation:* Die zwei Nerven für die Mm. psoas maior und minor entspringen gemeinsam an der Stelle aus dem Plexus lumbalis, an der die Rr. ventrales der Spinalnerven Th 13 und L 1—L 2 zusammentreten. Ein feiner Zweig durchbohrt den M. psoas maior und erreicht die Unterseite des M. psoas minor. Die drei Äste für den M. iliacus spalten sich getrennt voneinander aus dem N. femoralis ab, der ebenfalls aus den Segmenten Th 13, L 1 und L 2 gebildet wird.

*Variabilität:* Nach den Angaben in der Literatur<sup>1</sup> zeigt der M. psoas maior eine gewisse Abhängigkeit vom Alter des Tieres. Bei zwei erwachsenen Männchen (Duvernoy, Raven) reicht er bis zum vorletzten, bei einem erwachsenen Weibchen (Sommer) bis zum letzten Brustwirbel. Bei einem halbwüchsigen Männchen (Hepburn) nahm der Ursprung die ersten drei (von vier vorhandenen) Lendenwirbel ein, und der oberflächlich gelegene M. psoas minor erreichte den letzten Brustwirbel. Bei zwei jungen, weiblichen Gorillas (Macalister, Deniker) und dem Fetus (Deniker) entsprang er vom letzten oder vorletzten von jeweils vier Lendenwirbeln. Bei einem jungen Weibchen (Pira) entsprang der M. psoas maior jedoch vom 12. und 13. Brust- sowie von allen vier Lendenwirbeln. Der M. psoas minor fehlte bei einem männlichen (Duvernoy) und bei einem weiblichen Tier (Deniker); bei Chapman wird er nicht erwähnt.

Der M. iliacus zeigte bei den bisher untersuchten Tieren keine Variationen.

Von der Insertion des M. iliopsoas ist eine einzige Ausnahme bekannt. Bei einem halbwüchsigen Männchen (Hepburn) breitete sich der Ansatz über den Trochanter minor noch etwas weiter distalwärts auf den Femurschaft aus.

Die wenig detaillierten Angaben über die Innervation entsprechen unserem Befund an Tier C (Deniker, Eisler 1890, Utschneider, Hepburn, Sommer, Raven 1950).

Dorsal erstreckt sich eine *Aponeurose* vom Darmbeinkamm aus kaudalwärts (Abb. 3). Sie steht mit der Fascia thoraco-lumbalis in Verbindung. Von ihrem freien unteren Rand entspringen der M. gluteus maximus und der M. tensor fasciae latae. Die Grenze zwischen der Aponeurose und den Muskeln verläuft in einem nach kranial leicht konvexen Bogen vom Tuber ischiadicum zur Spina iliaca anterior superior.

Der proximale Teil des M. gluteus superficialis dehnt seinen Ursprung unter der Aponeurose bis auf das Lig. sacroiliacum dorsale longum und die Sakralwirbel aus. Die Fasern sind sehr grob und

<sup>1</sup> 10 verschiedene Tiere; Duvernoy, Macalister, Chapman, Bischoff, Deniker, Hepburn, Sommer, Pira, Raven (1950).

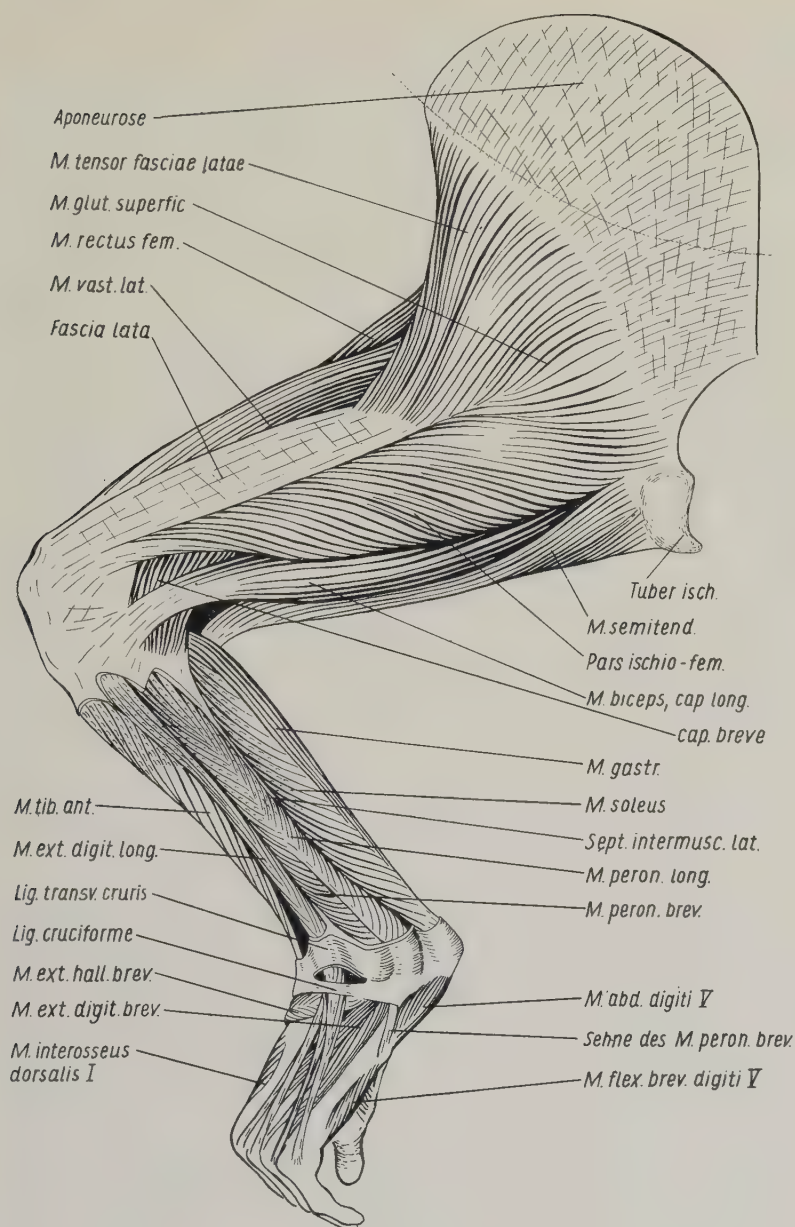


Abb. 3. Oberflächliche Schicht der Beinmuskeln. Linkes Bein des jüngeren Tieres. Ansicht von lateral. Die gestrichelte Linie bezeichnet den Beginn der Muskelfasern des M. gluteus superficialis und des M. tensor fasciae latae an der Unterseite der Aponeurose

abgeplattet. Sie konvergieren zur Gegend des Trochanter maior (Abb. 3). Hier inserieren sie an der Oberfläche einer Sehnenplatte, die distal des Trochanter zu einer starken Sehne wird. Diese setzt an der Seitenfläche das Femur, und zwar bei Tier B am Ende des proximalen Drittels und bei Tier C erst in der Schaftmitte an (Abb. 4a).

Der kräftige distale Anteil entspringt als sogenannte „**Pars ischiofemoralis**“ vom Lig. sacrotuberale und vom Tuber ischiadicum (Abb. 4c) und verläuft fächerförmig zum Femur. Dabei haben die proximal inserierenden Muskelfasern einen größeren Fiederungswinkel als die weiter distal inserierenden. Ihre Länge beträgt dagegen nur drei Viertel von derjenigen der zuletzt genannten Fasern. Der fleischige Ansatz beginnt unmittelbar distal der erwähnten Sehne des proximalen Teils und erstreckt sich auf die sehnig verstärkte Fascie des M. vastus lateralis (Abb. 4a). Bei Tier C reicht er bis zum Ende des zweiten Femurdrittels, bei Tier B erreicht er mit einer kurzen Sehne den Epicondylus femoris lateralis. Die beiden Anteile sind nicht voneinander getrennt. Bei Tier B inseriert eine schmale Portion des Muskels neben dem M. tensor fasciae latae an der Fascia lata (Abb. 3). Bei Tier C fehlt dieser Ansatz des M. gluteus superficialis an der Fascia lata.

*Innervation:* Der N. gluteus inferior entsendet einen Ast zu dem proximalen Teil des Muskels, einen zweiten zur Pars ischiofemoralis. Bevor dieser Ast eindringt, folgt er bei Tier C dem dorsalen Rand 3 cm, bei Tier B etwa 1 cm weit. Der N. gluteus inferior enthält bei Tier C Fasern aus den Segmenten L 3, S 1 und S 2.

*Variabilität:* In der Literatur<sup>1</sup> werden die beiden Teile des Muskels gelegentlich mit verschiedenen Namen belegt („M. gluteus maximus“ und „M. ischiofemoralis“). Die Pars ischiofemoralis ist beim Gorilla in allen Fällen nur unvollständig abgetrennt; sie erreicht bei zwei unter drei Männchen (Duvernoy, Hepburn), bei zwei Weibchen (Deniker, Ranke) sowie bei einem Fetus (Deniker) das Knie. Bei den übrigen, einem männlichen und vier weiblichen Tieren, endet sie ungefähr im zweiten Drittel der Femurlänge.

Bei einem Tier (Eisler 1890) wurde der distale Teil der Pars ischiofemoralis zusätzlich noch von einem Ast des N. peroneus innerviert. Andere Varianten der Innervation sind nicht beschrieben (Deniker, Hepburn, Sommer, Pira, Raven 1950).

<sup>1</sup> 17 verschiedene Tiere; Duvernoy, Macalister, Chapman, Hartmann, Bischoff, Deniker, Symington, Hepburn, Ranke, Sommer, Pira, Appleton, Waterman, Raven (1950).



Der **M. tensor fasciae latae** setzt den **M. gluteus superficialis** nach lateral fort (Abb. 3). Er entspringt von der Aponeurose und von einem sehr schmalen Streifen der *Crista iliaca* nahe der *Spina iliaca anterior superior* und vom *Septum intermusculare iliaceum*. Er inseriert an der gleichen Sehnenplatte wie der **M. gluteus superficialis**. Oberflächliche Muskelfasern strahlen an der Außenseite des Schenkels in die *Fascia lata* ein, die hier besonders verstärkt ist. Ihre Fasern sind nicht parallel geordnet, sondern verfilzt, so daß sich ein *Tractus iliotibialis* nicht deutlich abgrenzen läßt.

*Innervation:* In die Mitte der Unterseite des Muskels tritt ein Ast des **N. gluteus superior** ein. Dieser Nerv ist bei Tier C aus Anteilen der Segmente **L 3, S 1** und **S 2** zusammengesetzt.

*Variabilität:* Dieser Muskel ist offenbar stets vorhanden<sup>1</sup>, aber sehr unterschiedlich ausgebildet. Bei einem jungen Männchen (Hepburn) war er relativ breiter als beim Menschen und vom **M. gluteus superficialis** durch einen breiten Streifen der Aponeurose getrennt. Bei einem erwachsenen weiblichen Tier (Sommer) waren dagegen nur einige Muskelfasern zwischen den Blättern der *Fascia lata* zu finden. Statt dessen setzte der **M. gluteus superficialis** an derselben an. Bei einem anderen Weibchen (Ranke) war der **M. tensor fasciae latae** sowohl mit dem **M. gluteus superficialis** als auch mit dem **M. gluteus medius** verwachsen. Bei einem alten Männchen (Kleinschmidt) „imponierte die *Fascia lata* durchaus als *Tractus iliotibialis*“. Auch Hartmann bezeichnet den *Tractus iliotibialis* als „stark ausgebildet“. Von den Beschreibungen der übrigen Autoren weichen meine Befunde nicht ab.

Eisler (1890) beschrieb eine Doppelinnervation des **M. tensor fasciae latae** aus den **Nn. glutei superior** und **inferior**. Bei allen anderen daraufhin untersuchten Tieren versorgte ihn, wie auch bei den Tieren B und C, der **N. gluteus superior** (Deniker, Hepburn, Sommer, Pira, Raven 1950).

Der Ursprung des **M. gluteus medius** bedeckt die dorsale Fläche des Ilium bis auf einen schmalen Streifen, der sich lateral von der *Spina iliaca anterior superior* zum *Acetabulum* erstreckt. Nach medial dehnt sich der Ursprung bis auf das *Lig. sacroiliacum dorsale longum* aus (Abb. 4a). Oberflächliche Fasern entspringen von der oberen Hälfte der Aponeurose. Beim Gorilla ist dieser Muskel schwerer als der **M. gluteus superficialis**. Die Gewichte der beiden Muskeln verhalten sich zueinander etwa wie 100:96 (Tiere B und C). Die Fasern des dicken **M. gluteus medius** konvergieren nach distal und laufen im Innern zu einer mächtigen, keilförmigen Sehne

<sup>1</sup> In der Literatur liegen Angaben über 15 verschiedene Tiere vor: Duvernoy, Macalister, Chapman, Hartmann, Bischoff, Deniker, Hepburn, Eisler (1895), Ranke, Sommer, Pira, Raven (1950).



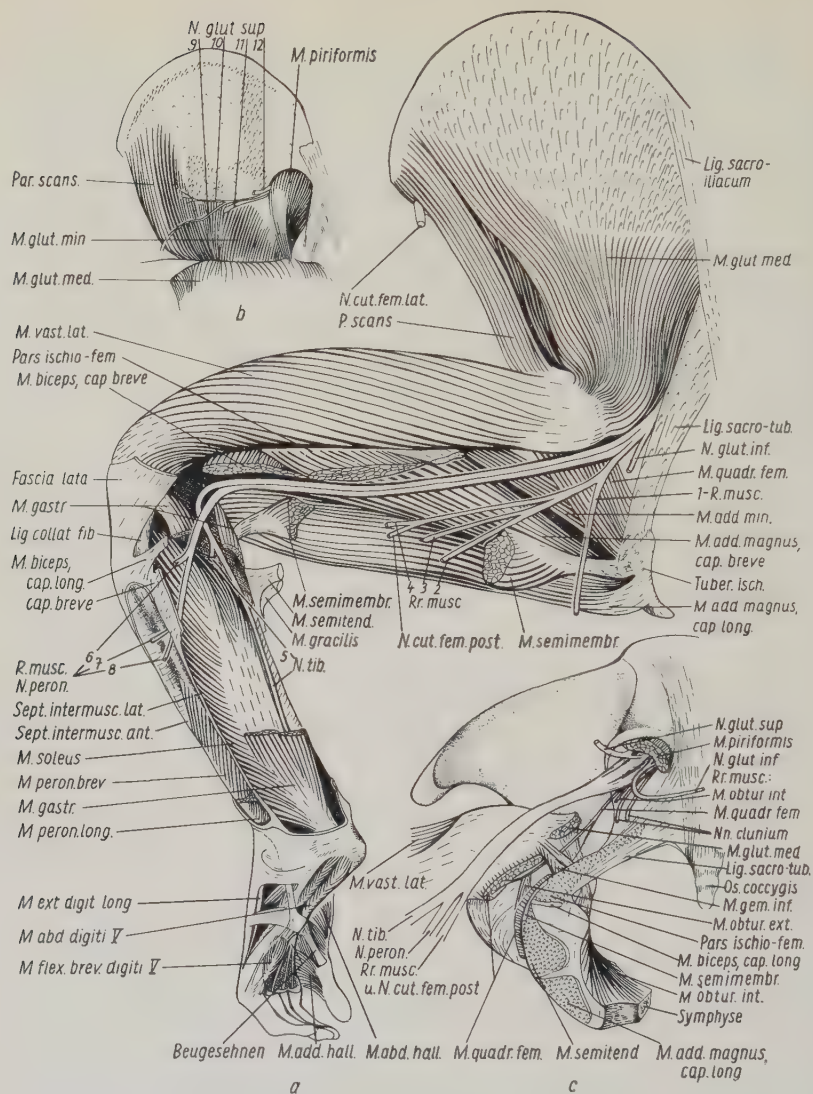


Abb. 4. Tiefere Muskelschichten der Hinterextremität. Linkes Bein des älteren Tieres.  
 Ansicht von lateral

a Gesamtansicht des Beines

Die Ziffern bezeichnen folgende Nervenäste: 1 R. musc. des M. semitendinosus, 2 R. musc. des M. semimembranosus, 3 R. musc. des Caput longum m. adductoris magni, 4 R. musc. des Caput longum m. bicipitis, 5 R. musc. des M. triceps surae und N. cutaneus surae medialis, 6 R. musc. des Caput breve m. bicipitis, 7 R. musc. des M. peroneus longus, 8 R. musc. des M. peroneus brevis.

b Tiefste Schicht der Gesäßmuskulatur. Der M. glutaeus medius ist heruntergeklappt. Der N. glutaeus superior innerviert mit je einem Ast den M. tensor fasciae latae (9), die Pars scansorica (10), den M. glutaeus minimus (11) und den M. glutaeus medius (12).

c Übersicht über die Ursprungsflächen und Insertionen der Hüftmuskeln nach Abtragung der Mm. glutaei. Das Präparat ist mehr von kaudal gesehen als a und b. Der Oberschenkel ist gebeugt und abduziert

zusammen. Diese verläuft parallel zur Körperlängsachse und setzt an der Außenfläche des Trochanter maior an. Unter der Sehne liegt eine Bursa trochanterica. Bei Tier C ist die Sehne des M. piriformis mit dem M. glutaeus medius verwachsen (Abb. 4b).

*Innervation:* Ein Ast des N. glutaeus superior dringt in die Unterseite dieses Muskels ein.

*Variabilität:* In der Literatur<sup>1</sup> wird zumeist betont, der M. glutaeus medius sei „größer“ als der M. glutaeus maximus. Das Gewicht wurde nur von Macalister bestimmt: Der M. glutaeus superficialis hatte beim Gorilla das gleiche Gewicht wie der M. glutaeus medius, der mit dem M. scansorius und dem M. piriformis zusammenhing und mit diesen gemeinsam gewogen wurde. Im Gegensatz dazu hatte beim Schimpansen der M. glutaeus superficialis nur  $\frac{3}{5}$  des Gewichtes des M. glutaeus medius.

Bei den niederen Primaten pflegt der M. glutaeus medius den M. glutaeus superficialis an Größe bedeutend zu übertreffen. Allerdings entspricht nur bei den Ceboidea die Anordnung der Muskeln den Verhältnissen bei den Menschenaffen. Bei den Cercopithecoidea fehlt eine Pars ischiofemoralis des M. glutaeus superficialis. Der untere Teil dieses Muskels entspringt an den Querfortsätzen der Schwanzwirbel und inseriert unmittelbar distal des Trochanter maior am Femur (vgl. S. 466).

Bei einem erwachsenen Männchen (Raven) und drei jüngeren Weibchen (Bischoff, Sommer, Pira) breitet sich der M. glutaeus medius bis auf das Os sacrum aus. Er verwächst gelegentlich mit dem M. piriformis in wechselndem Ausmaß (s. S. 455). Bei einem weiblichen Individuum (Ranke) war er mit dem M. tensor fasciae latae verbunden.

Der M. glutaeus medius wurde bei allen untersuchten Tieren vom N. glutaeus superior innerviert (Deniker, Eisler 1890, Hepburn, Sommer, Pira, Raven 1950).

### M. glutaeus minimus und Pars scansorica

Der M. glutaeus minimus im engeren Sinne ist ein kleiner Muskel. Sein Ursprung bedeckt das distale Drittel der äußeren Darmbeinfläche. Die Fasern konvergieren fächerförmig zum medialen Rand des Trochanter maior (Abb. 4b).

Bei vielen Primaten findet sich in der tiefsten Schicht der Gesäßmuskulatur ein „M. scansorius Traill“. Er liegt lateral vom M. glutaeus minimus und ist oft mehr oder weniger mit diesem verwachsen. Nach Jazuta ist er bei den Ceboidea stets ausgebildet, fehlt aber den Cercopithecoidea. Die Lemuroidea sind daraufhin nicht untersucht worden. Dem gleichen Autor zufolge ist ein „M. scansorius“ bei *Hylobates* zuweilen, bei *Pan* sehr oft und

<sup>1</sup> 12 verschiedene Tiere; Duvernoy, Macalister, Chapman, Bischoff, Deniker, Hepburn, Ranke, Sommer, Pira, Waterman, Raven (1950).

bei *Pongo* immer anzutreffen. Auch bei *Homo* wurde er als seltene Variante gefunden. Für *Gorilla* ist er mehrfach beschrieben worden (s. unten). Wir sind nicht der Meinung, daß es angebracht ist, beim Gorilla von einem „M. scansorius“ zu sprechen, weil das fragliche Bündel von Muskelfasern fest mit dem M. gluteus minimus verbunden ist und keine eigene Fascie besitzt. Die Frage der Selbständigkeit des M. scansorius ist auch nicht dadurch zu klären, daß man die Innervation als entscheidendes Kriterium heranzieht; beide Teile des Muskels werden von verschiedenen Ästen des N. gluteus superior versorgt. Wir ziehen es vielmehr vor, die fragliche Struktur als „Pars scansorica“ des M. gluteus minimus zu bezeichnen.

Diese ist bei beiden Tieren verschieden stark ausgebildet. Bei Tier C entspringt sie von dem lateralen, der Spina iliaca anterior superior benachbarten Abschnitt der Crista iliaca und vom Septum intermusculare iliacum. Ihre Muskelfasern sind annähernd dreimal so lang wie diejenigen des M. gluteus minimus, in welchen sie in ihrem distalen Drittel ohne scharfe Grenze übergeht (Abb. 4b). Bei dem kleineren Gorilla B ist dieser Unterschied in der Faserlänge zwischen den beiden Anteilen des Muskels weitaus weniger deutlich. Während sich bei Tier C die Pars scansorica zwischen dem M. gluteus medius und dem Ilium vorwölbt (Abb. 4a), ist sie bei Tier B ganz vom M. gluteus medius verdeckt. Der Ursprung dehnt sich bei Tier B nur über die unteren zwei Drittel der äußeren Iliumfläche aus, und die distale Hälfte der Pars scansorica ist mit dem M. gluteus minimus verwachsen.

*Innervation:* Zwei Äste des N. gluteus superior versorgen die beiden Teile des Muskels getrennt. Sie dringen von der Oberseite her ein (Abb. 4b).

*Variabilität:* In der Literatur wird neben dem M. gluteus minimus häufig ein selbständiger „M. scansorius“ erwähnt<sup>1</sup>. Aus den übrigen Beschreibungen<sup>2</sup> geht hervor, daß sich ein lateraler Anteil des M. gluteus minimus durch seine stärkere Entwicklung besonders abhob, der offenbar jedoch nicht als selbständiger Muskel angesehen wurde. Bei näherer Prüfung der Angaben über das Untersuchungsmaterial zeigte sich, daß ein eigener M. scansorius vor allem bei älteren Gorillas beschrieben wurde (Deniker, Hepburn, Eisler 1895, Sommer, Pira, Raven, sowie Tier C). Demgegenüber erschien die Pars scansorica bei jüngeren Tieren nicht als ein gesonderter Muskel (Bischoff, Deniker, Ranke, Tier B).

Dieser Regel widersprechen folgende Angaben: Chapman unterscheidet an seinem recht kleinen Individuum ebenfalls einen M. scansorius, Duvernoy erwähnt ihn dagegen nicht, obgleich er ein erwachsenes männliches

<sup>1</sup> Huxley, Macalister, Chapman, Deniker, Hepburn, Eisler (1895), Sommer, Pira, Raven (1950); 10 verschiedene Tiere.

<sup>2</sup> Duvernoy, Bischoff, Hartmann, Ranke, Waterman; 7 verschiedene Tiere.

Tier präpariert hat. Seine Beschreibung des *M. gluteus minimus* zeigt aber, daß dessen lateraler Abschnitt mächtig entwickelt war.

Die Befunde von Huxley, Macalister und Waterman können in diesem Zusammenhang nicht verwertet werden, weil Angaben über das Alter der untersuchten Tiere fehlen oder ungenau sind. Hartmann stellt nur ganz allgemein fest, ein *M. scansorius* scheine beim Gorilla zu fehlen.

Aus den mitgeteilten Befunden ist zu schließen, daß der *M. gluteus minimus* zunächst mehr oder weniger einheitlich ist. Die *Pars scansorica* entwickelt sich mit zunehmendem Alter offenbar stärker, während der übrige Teil des *M. gluteus minimus* im Wachstum relativ zurückbleibt.

In seltenen Fällen findet sich eine vollständige Trennung der *Pars scansorica* vom übrigen Muskel. Bei je einem erwachsenen weiblichen (Sommer) und männlichen Tier (Raven) schob sich der *M. gluteus minimus* unter die *Pars scansorica* und dehnte seinen Ursprung bis auf das *Septum intermusculare iliacum* aus. In der Nähe der Insertionen waren bei dem Weibchen die beiden Muskeln verbunden, bei dem männlichen Tier waren sie dagegen vollständig getrennt. Der „*M. scansorius*“ entsprang hier allein vom *Septum intermusculare iliacum*. Weiterhin wird eine enge Verbindung zwischen „*M. scansorius*“ und *M. gluteus medius* beschrieben (Macalister, bei einem jungen Weibchen). Pira fand den Muskelteil der *Pars scansorica* mit dem des *M. gluteus minimus* verwachsen, während die Insertionen getrennt waren (junges weibliches Tier).

Die Innervation erfolgte stets durch den *N. gluteus superior* (Deniker, Eisler 1890, Hepburn, Sommer, Pira). Bei einem Tier durchbohrte der Ast des gleichen Nerven den *M. gluteus minimus*, anstatt, wie üblich, über dessen Oberfläche zu verlaufen (Raven 1950).

Der winzige *M. iliopsoas* ist sehr unterschiedlich ausgebildet. Bei Tier C ist er ein kleiner, aber deutlich abgegrenzter Muskel (Abb. 12 c). Sein Ursprung umfaßt den des *M. rectus femoris* mit zwei Köpfen. Er verläuft unter dem *M. iliopsoas* zum *Trochanter minor* und ist in seiner ganzen Länge mit der Kapsel des Hüftgelenkes verwachsen. Bei dem kleineren Tier (B) sind auf der ventralen Fläche der Gelenkkapsel, parallel zu dem inneren Schenkel des *Lig. iliofemorale*, nur einige Muskelfasern zu finden, die dorsal neben dem *M. rectus femoris* entspringen (Abb. 12 b). Aus dem lateralen Rand des *M. iliopsoas* löst sich ein Bündel von Muskelfasern, das vom *Septum intermusculare iliacum* entspringt. Es ist durch Bindegewebe sowohl an den *M. iliopsoas* als auch an die Gelenkkapsel geheftet.

Die Innervation konnte bei den untersuchten Tieren nicht geklärt werden.

**Variabilität:** Der Muskel ist inkonstant. Raven bezeichnet ihn als „*M. iliocapsularis*“ und fand ihn bei zwei Tieren. Er beschreibt ihn nur bei einem alten Männchen genauer. Hier entsprang er dorsal vom Ursprung des *M. rectus femoris*. Den zugehörigen Nerven konnte Raven nicht auffinden.



Zwei weibliche Tiere (Eisler 1890, Sommer) besaßen diesen Muskel ebenfalls. Er wurde aus dem N. femoralis versorgt. Bei einem anderen Weibchen (Pira) spaltete sich nur rechts ein Muskelfaserbündel von der Unterseite des M. gluteus minimus ab, zog über die Gelenkkapsel und inserierte am Trochanter minor. Eine eigene Innervation dieses Bündels war nicht festzustellen.

Werden nur diese sechs Individuen berücksichtigt, so könnte die Vorstellung aufkommen, daß ein fehlender M. iliotrochantericus durch ein Bündel des M. iliopsoas (Tier B) oder des M. gluteus minimus (Pira) ersetzt wird. In anderen Fällen ist er selbständig und voll ausgebildet (Eisler 1890, Sommer, Raven 1950, Tier C). Demgegenüber fehlt aber bei sechs Gorillas jeglicher Hinweis auf sein Vorhandensein<sup>1</sup>. Die Beckenmuskulatur dieser Tiere ist zum Teil sehr gründlich untersucht worden, so daß aus der Tatsache, daß er nicht erwähnt wurde, mit großer Wahrscheinlichkeit geschlossen werden darf, daß er hier fehlte.

Der **M. piriformis** konnte nur an der linken Extremität des Tieres C ganz durchpräpariert werden (Abb. 4b). Auf der rechten Seite waren Ursprung und Verlauf, nicht aber die Insertion zu übersehen. Der Ursprung des Muskels befindet sich auf den Seiten des 3. und 4. Sakralwirbelkörpers. Nur auf der linken Seite (rechts nicht) greift er auf den 5. Sakralwirbel über. Die Rr. ventrales der Spinalnerven S 2 und S 3 durchbohren den Muskel. Der ungefederte Muskelbauch ist etwa eineinhalbmals so lang wie die Sehne, die vollständig mit dem M. gluteus medius verwachsen ist. Deshalb fehlt eine eigene Insertion des M. piriformis. Bei Tier B beträgt die Länge der Sehne nur ein Viertel der Länge des Muskelbauches. Sie ist bei diesem Tier links frei, rechts ist sie nur locker mit der Fascie des M. gluteus medius verbunden. Ihr Ansatz befindet sich an dem Punkt des Trochanter maior, der am weitesten kranialwärts vorspringt. Der Ursprung des Muskels konnte bei diesem Tier nicht freigelegt werden.

*Innervation:* Der Nerv für den M. piriformis ist bei dem Tier C der erste Ast des N. gluteus superior. Er dringt in die ventrale Fläche des Muskels ein. Soweit sein Verlauf bei Tier B außerhalb des Beckens sichtbar ist, entspricht er eher dem des N. gluteus inferior.

*Variabilität:* Aus der Literatur<sup>2</sup> ist zu entnehmen, daß der Ursprung des M. piriformis meist auf den 3. und 4. Sakralwirbel beschränkt ist. Bei einem Tier (Pira) dehnte er sich nach kranial bis auf den 2. Sakralwirbel aus, bei einem anderen (Hepburn) ging er nach kranial und nach kaudal auf den

<sup>1</sup> Duvernoy, Macalister, Chapman, Deniker, Hepburn.

<sup>2</sup> 14 verschiedene Tiere; Duvernoy, Macalister, Chapman, Bischoff, Hartmann, Hepburn, Deniker, Ranke, Sommer, Pira, Raven (1950).



2. und 5. Sakralwirbel über. Bei einem Männchen (Raven) entsprang der Muskel von allen vier Sakralwirbeln und dem ersten Kaudalwirbel. Durch die Rr. ventrales der Spinalnerven wurde er in drei verschiedenen große Abschnitte zerlegt.

Der *M. piriformis* ist oft mit dem *M. glutaeus medius* mehr oder weniger verwachsen. In zwei Fällen konnte er nicht isoliert werden, allerdings war er bei einem dieser Tiere (Macalister) schon stark zersetzt. Bei einem anderen (Bischoff) wirkte er „wie ein ventraler Kopf des *M. glutaeus medius*“. Bei einem Weibchen (Sommer) war rechts, ebenso wie bei Tier C, die Sehne mit dem *M. glutaeus medius* verwachsen, der Muskelbauch aber frei. Bei dem gleichen Tier durchsetzte links der *N. glutaeus inferior* den Muskel, rechts jedoch nicht. Umgekehrt war bei zwei Individuen (Hepburn, Ranke) der Muskelteil des *M. piriformis* mit dem des *M. glutaeus medius* vereinigt, da der Ursprung des ersteren bis auf die Dorsalseite der Wirbelkörper reichte. Die Sehne blieb jedoch frei. Bei einem weiteren Tier waren die *Mm. glutaeus medius* und *piriformis* „teilweise verwachsen“ (Pira). Zwei erwachsene Männchen (Duvernoy, Raven) besaßen einen nach allen Seiten vollständig freiliegenden *M. piriformis*. Nach Hartmann ist dieser Muskel „mit seiner Umgebung verwachsen“.

Die Innervation ist nicht völlig konstant. Bei sieben Individuen löste sich ein eigener Nervenast direkt aus dem Plexus sacralis (Deniker, Hepburn, Ranke, Sommer, Pira, Raven). Bei einem Tier führte der Nerv Fasern aus S 1 und dem *N. glutaeus superior* (Eisler 1890).

Der *M. obturatorius internus* ist ebenfalls nur bei dem Tier C präpariert worden. Er entspringt aus dem kleinen Becken. Sein ventraler Teil ist dick und fleischig, während der weiter dorsal entspringende Anteil nur eine dünne Platte aus Muskelfasern bildet. Sein Ursprung bedeckt den Körper und beide Äste des Os pubis sowie die Membrana obturans. Nach dorsal erstreckt er sich bis zum aufsteigenden Ast des Os ischii. Vom Foramen obturatum bleibt kranial-medial ein Winkel frei, durch den der *N. obturatorius* hindurch tritt. Der Muskel ist kompliziert gefiedert. Seine Fasern setzen an fünf Einzelsehnen an, die an der Unterseite des Muskels fächerförmig zusammenlaufen. Sie vereinigen sich zur Endsehne, die um das Corpus ossis ischii biegt und an der medialen Seite des Trochanter maior ansetzt (Abb. 4c).

Am kaudalen Rand der Sehne findet sich ein rudimentärer *M. gemellus inferior* in Form einiger Muskelfasern, die bei Tier C auch eine eigene, locker strukturierte Sehne bilden. Er beginnt am Ischium und verläuft, einfach gefiedert, parallel zur Sehne des *M. obturatorius internus*. Die beiden Muskeln inserieren dicht nebeneinander (Abb. 4c). Ein *M. gemellus superior* fehlt vollständig. Die Sehne des *M. obturatorius internus*, der *M. gemellus inferior* und der *M.*

quadratus femoris sind miteinander verbunden (Abb. 4c) und stellen eine einheitliche Platte dar, deren Bestandteile nur schwer voneinander zu trennen sind.

*Innervation:* Ein Ast aus dem Plexus sacralis schließt sich dem N. gluteus inferior an und dringt am dorsalen Rand in den M. obturatorius internus ein. An der Innervation dieses Muskels sind bei Tier C die Segmente L 3, S 1 und S 2 beteiligt, links kommt noch ein schwacher Faserzug aus S 3 hinzu. Ein eigener Nerv für den winzigen M. gemellus inferior war nicht vorhanden.

*Variabilität:* Varianten des M. obturatorius internus sind in der bisher vorliegenden Literatur<sup>1</sup> nicht beschrieben. Die Innervation erfolgt in allen Fällen durch einen Ast des Plexus sacralis (Deniker, Hepburn, Eisler 1890, Ranke, Sommer, Raven 1950).

Zwei männliche (Duvernoy, Hepburn) und vier weibliche Tiere (Macalister, Deniker, Sommer, Pira) besaßen beide Mm. gemelli. Bei einem Weibchen (Bischoff) und einem Männchen (Raven, 1950) war nur ein M. gemellus inferior ausgebildet. Nach Raven soll der Muskel mit dem Lig. capitis femoris in Verbindung stehen und das Band spannen können. Beides läßt sich an den hier untersuchten Tieren nicht bestätigen. Der von Deniker untersuchte Fetus besaß keinen M. gemellus. Die Befunde von Deniker und der Vergleich zwischen den Tieren B und C lassen die Vermutung zu, daß sich die Mm. gemelli mit zunehmendem Alter immer mehr von der Sehne des M. obturatorius internus ablösen.

Der **M. quadratus femoris** entspringt am Corpus ossis ischii. Seine fleischige Insertion an der Crista intertrochanterica reicht distalwärts bis an den Trochanter minor. Die Fasern des Muskels verlaufen parallel zueinander (Abb. 4c).

*Innervation:* In die Unterseite des Muskels dringt ein eigener Zweig aus dem Plexus sacralis ein, der bei Tier C Fasern aus den Segmenten L 3, S 1 und S 2, links auch S 3 führt.

*Variabilität:* In der Literatur<sup>2</sup> sind keine Varianten beschrieben. Duvernoy bezeichnet den Muskel als „M. ischio-trochantericus“.

Zumeist wird der M. quadratus femoris direkt aus dem Plexus sacralis innerviert (Eisler 1890, Hepburn, Sommer). Bei einem Tier (Pira) wurde er von einem Ast aus dem N. ischiadicus versorgt.

Der **M. obturatorius externus** entspringt vom Körper und beiden Ästen des Os pubis sowie von der Membrana obturans. Er läßt, ebenso wie der M. obturatorius internus, kranial-medial einen Winkel des Foramen frei, durch den der N. obturatorius austritt.

<sup>1</sup> 11 verschiedene Tiere; Duvernoy, Macalister, Chapman, Bischoff, Deniker, Hepburn, Ranke, Sommer, Pira, Raven (1950).

<sup>2</sup> 10 verschiedene Tiere; Duvernoy, Macalister, Chapman, Bischoff, Deniker, Hepburn, Sommer, Pira, Raven (1950).

Der Muskel ist doppelt gefiedert. Fleischfasern begleiten die kurze Sehne bis zur Insertion, die medial von der des *M. quadratus femoris* in der Fossa trochanterica gelegen ist (Abb. 4c).

*Innervation:* Aus dem *N. obturatorius*. An diesem sind bei Tier C rechts die Segmente Th 13, L 1 und L 2, links die Segmente L 1 und L 2 beteiligt. Kurz bevor der Nerv den Muskel durchbohrt, spalten sich die *Rr. musculares* für den *M. obturatorius externus* ab.

*Variabilität:* In der Literatur<sup>1</sup> ist bisher nur eine Variante dieses Muskels erwähnt: Deniker unterscheidet eine tiefe und eine oberflächliche Schicht, die durch Muskelfasern miteinander verbunden sind. Die oberflächliche Lage erweist sich als der *M. adductor minimus* (s. u.). Nur die tiefe Schicht ist mit dem Muskel identisch, den wir als *M. obturatorius externus* bezeichnen. Pira beschreibt einen „*Obturator intermedius*“, dessen Verlauf mit dem des *M. pectineus* (vgl. S. 459) übereinstimmt.

Die Innervation des *M. obturatorius externus* ist nach Angabe aller Autoren konstant (Deniker, Eisler 1890, Hepburn, Sommer, Pira, Raven, 1950).

#### b) Adduktoren

Der *M. adductor minimus* hat drei Ursprungsköpfe. Zwei von ihnen entspringen kranial des *M. obturatorius externus* vom oberen Ast, der dritte medial dieses Muskels vom *Corpus ossis pubis*. Bei Tier B sind auf der linken Seite die Ursprungsfelder der beiden oberen Köpfe vereinigt. Der Muskelbauch ist immer dreigeteilt, weil er an zwei Stellen von den Ästen des *N. obturatorius* durchsetzt wird (Abb. 2). Wie alle Adduktoren läßt auch der *M. adductor minimus* keine deutliche Fiederung erkennen. Er setzt mit einer kurzen, platten Sehne distal der Insertion des *M. quadratus femoris* an der Hinterfläche des Femur an.

*Innervation:* Der *M. adductor minimus* wird aus dem *N. obturatorius* versorgt.

*Variabilität:* Die Adduktoren werden in der Literatur oft summarisch abgehandelt<sup>2</sup>. Mehrere Autoren betrachten die Adduktorengruppe als einen Muskel, der in verschiedene Abschnitte unterteilt ist (Duvernoy, Deniker, Pira, Sommer).

Der *M. adductor minimus* wird zuweilen mit völlig irreführenden Namen belegt. So hält ihn Duvernoy für einen Teil des *M. pectineus*, Deniker für eine oberflächliche Schicht des *M. obturatorius externus* (s. oben). Abgesehen von den abweichenden Bezeichnungen stimmen meine Befunde mit den Beschreibungen von vier Autoren vollständig überein (Duvernoy,

---

<sup>1,2</sup> 10 verschiedene Tiere; Duvernoy, Macalister, Chapman, Bischoff, Deniker, Hepburn, Sommer, Pira, Raven (1950).

Deniker, Hepburn, Raven 1950). Chapman und Macalister nennen den *M. adductor minimus* überhaupt nicht. Bischoff erwähnt zwei Muskeln, die neben den *Mm. pectineus, adductor brevis, longus* und *magnus* von der „*Crista pubis*“ entspringen. Er rechnet den medial gelegenen Muskel zum *M. adductor brevis*, weil er mit dessen Sehne vereinigt ist, bemerkt aber, daß Duvernoy beide Muskeln zum *M. pectineus* gerechnet habe. Wenn man berücksichtigt, daß Duvernoy den *M. adductor minimus* offenbar als einen Teil des *M. pectineus* auffaßte (vgl. S. 457), so läßt sich daraus schließen, daß zumindest der lateral gelegene Muskel mit dem *M. adductor minimus* zu identifizieren ist. Es bleibt dann aber unklar, ob der medial gelegene Muskel als ein zweiter Ursprungskopf des *M. adductor brevis* oder als ein abgespaltener Teil des *M. adductor minimus* anzusehen ist.

Sommer beschreibt einen „Abschnitt a)“ des *M. adductor magnus* folgendermaßen: „... entspringt kurzsehnig lateralwärts vom Ursprung der distalen Partie des *Adductor brev.* von der äußeren Fläche des unteren Schambeinastes; er liegt dem *Obturator. ext.* auf und wird zum Teil von dem *Adduct. brev.* bedeckt; ...“ Diese Ursprungspartie ist im Gegensatz zu den anderen Teilen des Muskels „relativ schwach entwickelt“. Die gemeinsame Insertion aller Abschnitte des *M. adductor magnus* liegt „kurzsehnig an der *Linea aspera femoris* und reicht dorsalwärts von der Insertion des *Pectineus* bis zum *Trochanter minor*, ...“ Nach dieser Beschreibung handelt es sich zweifellos um den *M. adductor minimus*.

Bei einem Tier (Pira) entspringt der *M. adductor minimus* von der Mitte des *Corpus* und dem *Ramus inferior* des *Os pubis*. Der Ursprung liegt nicht, wie sonst meistens, lateral, sondern kaudal des Feldes, von dem der *M. adductor brevis* entspringt. Der *M. adductor minimus* verschmilzt hier bald mit dem *Caput breve* des *M. adductor magnus*.

Deniker, Eisler (1890), Hepburn, Utschneider, Sommer, Raven (1950) erwähnen die Innervation durch den *N. obturatorius*.

Der *M. pectineus* wird von den großen Schenkelgefäßen fast ganz verdeckt. Er entspringt am *Pecten ossis pubis* in Höhe der medialen Hälfte der *Eminentia iliopectinea* (Abb. 2). Sein Ansatz liegt distal von dem des *M. adductor minimus* an der Hinterfläche des *Femur*.

*Innervation:* Ein Zweig des *N. femoralis* dringt in der Mitte des Muskels in die Oberseite ein.

*Variabilität:* Hepburn gibt an, daß der *M. pectineus* bei einem halbwüchsigen Tier in geringer Ausdehnung mit dem *M. adductor longus* verbunden war. Andere Varianten sind bisher nicht bekannt<sup>1</sup>.

Die Innervation dieses Muskels ist nicht konstant. Bei vier Tieren wurde er allein aus dem *N. femoralis* versorgt (Hepburn, Utschneider, Sommer, Raven 1950), bei dem Fetus aus einer Anastomose der *Nn. femoralis* und *obturatorius*. Aus dieser Anastomose gingen auch die *Rr. musculares*

<sup>1</sup> Siehe Fußnote auf Seite 457.



für 2 Muskeln der Adduktorengruppe hervor. Bei einem weiblichen Gorilla (Eisler 1890) gab der N. cutaneus femoris medialis einen Zweig für den Muskel ab. Bei einem anderen Weibchen (Pira) wurde er links allein vom N. obturatorius, rechts sowohl vom N. obturatorius als auch vom N. femoralis innerviert. Der Autor bezeichnet deshalb den gleichen Muskel auf der rechten Seite als M. pectineus, links aber als „Obturator intermedius“ (vgl. S. 457).

Der **M. adductor longus** entspringt bei beiden Tieren medial des M. pectineus vom oberen Schambeinast. Seine Endsehne verwächst bei Tier C zuerst mit der des M. adductor brevis, nahe der Insertion auch mit dem Caput breve des M. adductor magnus (Abb. 1, 2 und 6). Bei Tier B verschmilzt die Endsehne dagegen erst kurz vor der Insertion mit den Mm. adductores brevis und magnus.

*Innervation:* Der N. obturatorius gibt bei Tier B einen, bei Tier C jedoch zwei Äste für den M. adductor longus ab, die von lateral und medial eindringen. Der von lateral kommende Nervenast verläuft zwischen den Mm. adductor longus und pectineus. Diese Situation legt die Vermutung nahe, daß der von diesem Ast versorgte Muskelabschnitt sich hier mit dem M. adductor longus vereinigt hatte, während er bei Doppelinnervation des M. pectineus (vgl. S. 458) dem zuletzt genannten Muskel angeschlossen ist.

*Variabilität:* Der Ursprung des M. adductor longus ist konstant<sup>1</sup>. Er inseriert gemeinsam mit den übrigen Adduktoren in der Mitte des Femurschaftes. Nur in einem Fall (Macalister) war seine Endsehne nicht mit den übrigen Adduktoren verbunden. Bei zwei erwachsenen Männchen (Duvernoy, Raven 1950) inserierte der Muskel weiter distal, und bei einem erwachsenen Weibchen (Sommer) näherte sich der Ansatz dem Epicondylus femoris medialis bis auf 2 cm. Bei diesem Tier war der M. adductor longus „in geringer Ausdehnung“ mit dem Caput longum des M. adductor magnus verwachsen.

Die Innervation durch den N. obturatorius erwähnen Eisler (1890), Hepburn, Utschneider, Sommer, Pira, Raven (1950). Nach Deniker wurde er bei dem Fetus ebenso wie der M. pectineus aus der Anastomose der Nn. femoralis und obturatorius versorgt.

Das Ursprungsfeld des **M. adductor brevis** liegt lateral von dem des M. gracilis auf dem Corpus ossis pubis und erstreckt sich bis auf dessen unteren Ast. Bei Tier C sind die Sehnen der Mm. adductores brevis und longus verbunden. Bei Tier B schließt sich der M. adductor brevis dem Caput breve des M. adductor magnus an. Beide Muskeln inserieren an der distalen Hälfte der hinteren Femurfläche, dorsal von der Insertion des M. adductor longus (Abb. 2 und 6).

<sup>1</sup> Siehe Fußnote auf Seite 457.



*Innervation*: Ein Zweig des N. obturatorius tritt im proximalen Viertel des Muskels in dessen Unterseite ein.

*Variabilität*<sup>1</sup>: Der Ursprung dieses Muskels lag bei fünf Tieren auf dem Corpus ossis pubis (Duvernoy, Bischoff, Deniker, Hepburn); bei einem männlichen Tier erstreckte er sich zusätzlich auf den Ramus inferior ossis pubis (Raven). Bei einem Weibchen (Sommer) war der Ursprung sehr ausgedehnt und bedeckte außer dem Körper noch beide Äste des Os pubis. Der Muskel teilte sich in zwei Bündel, die getrennt inserierten. Bei einem anderen weiblichen Tier (Pira) entspringt je ein Kopf des Muskels vom Corpus und Ramus superior ossis pubis.

Der M. adductor brevis und das Caput breve des M. adductor magnus inserieren stets nebeneinander, oft sind auch ihre Sehnen verwachsen.

Die Innervation variiert nicht (Eisler 1890, Utschneider, Hepburn, Sommer, Pira, Raven 1950), wenn man von der von Deniker erwähnten Anastomose absieht (vgl. S. 459).

Das **Caput breve des M. adductor magnus** ist ein mächtiger Muskel. Es entspringt ohne Sehne vom unteren Ast des Os pubis und vom Sitzbein. Seine fleischige Insertion bedeckt einen großen Teil der Rückseite des Femur. Sie beginnt am Übergang des proximalen zum mittleren Drittel und endet auf der Facies poplitea zwischen den Condylen (Abb. 2, 4 und 6).

*Innervation*: Ein Zweig des N. obturatorius dringt in die Mitte der Unterseite des Muskels ein.

*Variabilität*<sup>2</sup>: Ursprung und Verlauf des Caput breve des M. adductor magnus sind konstant. Die Adduktoren, besonders das Caput breve, inserierten in mehreren Fällen an der Linea aspera (Duvernoy, Deniker, Sommer). Bei einem Tier (Raven) breitet sich der Ansatz über die dorsale Fläche des Femur aus. Pira fand die Insertion bei einem jungen Weibchen proximal auf die Linea aspera beschränkt, weiter distal schob sich ein 1,5 cm breiter Muskelstreifen bis auf die Facies poplitea vor.

Bei allen Tieren erfolgte die Innervation aus dem N. obturatorius (Deniker, Eisler 1890, Hepburn, Utschneider, Sommer, Raven 1950).

Das **Caput longum m. adductoris magni** ist etwa eineinhalbmal so schwer wie das Caput breve. Es entspringt kaudal und medial des Caput breve an der „Sitzfläche“ des Tuber ischiadicum (Abb. 4c und 5). Bei dem größeren Tier C erstreckt sich der Ursprung bis auf das Corpus ossis pubis. Die Fasern verlaufen parallel bis in die Nähe der Insertion. Dort setzen sie zum Teil direkt am Epicondylus femoris medialis an, zum Teil konvergieren sie gegen eine dreieckige Sehnenplatte, die die mediale Oberfläche des Muskels bildet (Abb. 2 und 6).

<sup>1, 2</sup> Siehe Fußnote auf Seite 457.

*Innervation:* Der N. ischiadicus teilt sich in Höhe des M. piriformis in drei Stränge. Die Nn. tibialis und peroneus verlaufen in einer gemeinsamen Bindegewebshülle, der dritte Strang zerfällt in die Rr. musculares für die Beugemuskulatur des Oberschenkels (Abb. 4c). Einer der Muskeläste innerviert das Caput longum. Er dringt etwa am Ende des proximalen Drittels in eine tiefe Spalte in der lateralen Seite des Muskels ein.

*Variabilität*<sup>1</sup>: Das Ursprungsfeld dieses Muskels kann ein wenig nach medial oder lateral verschoben sein. Bei einem jungen Weibchen (Pira) wurde der „Hiatus adductorius“ nach proximal nicht von den übrigen Adduktoren begrenzt, sondern von einem dem Caput longum angehörenden Faserbündel. Der Autor nennt den Muskel „Praesemimembranosus“. Macalister bezeichnete ihn als „condyloid adductor“, Deniker als „M. ischio-condylicus“ und Sommer als „Abschnitt c) des M. adductor magnus“.

Das Caput longum wird meist direkt aus dem Stamm des N. ischiadicus innerviert. Der Nervenstamm ist vielfach schon weit proximal in die Nn. tibialis und peroneus gespalten. In diesen Fällen zweigen die Nerven für die Muskeln am Oberschenkel vom N. tibialis ab (Deniker, Hepburn, Sommer, Pira, Raven 1950). Nach Eisler (1895) wird das Caput longum auf der linken Seite durch einen Ast des N. ischiadicus versorgt, von dem einige Fasern den Muskel durchsetzen und das Caput breve erreichen. Auf der rechten Seite erfolgt die Innervation des Caput longum dagegen aus dem N. ischiadicus und N. obturatorius gemeinsam.

### c) Beuger des Kniegelenkes

Der M. gracilis gehört beim Gorilla zu den stärksten Muskeln des Oberschenkels. An seinem Ursprung, lateral der Symphyse, ist er breit und flach. Durch eine Umordnung seiner Fasern erhält der Muskel weiter distal einen rundlichen Querschnitt. Die runde Sehne (Abb. 2 und 5) setzt zwischen den Mm. semitendinosus und sartorius an, wobei sie sich abplattet und aufgabelt, ebenso wie die Sehne des M. semitendinosus. Die proximalen Anteile dieser beiden Sehnen inserieren nebeneinander an der Facies medialis tibiae. Ihre distalen Anteile vereinigen sich und strahlen in die Fascia cruris ein.

Die *Innervation* erfolgt aus dem N. obturatorius. Der Nervenast dringt im proximalen Drittel der Unterseite in den Muskel ein.

*Variabilität:* Der oben beschriebene Verlauf ist die Regel<sup>2</sup>. In der Literatur findet sich verschiedentlich der Hinweis, der M. gracilis erscheine im Vergleich zu dem des Menschen auffallend stark.

Varianten der Innervation sind nicht bekannt (Deniker, Eisler 1890, Hepburn, Utschneider, Sommer, Pira, Raven 1950). Sommer be-

<sup>1</sup> Siehe Fußnote auf Seite 457.

<sup>2</sup> Die auf Seite 457 zitierten Autoren sowie van Westrienen und de Pina.

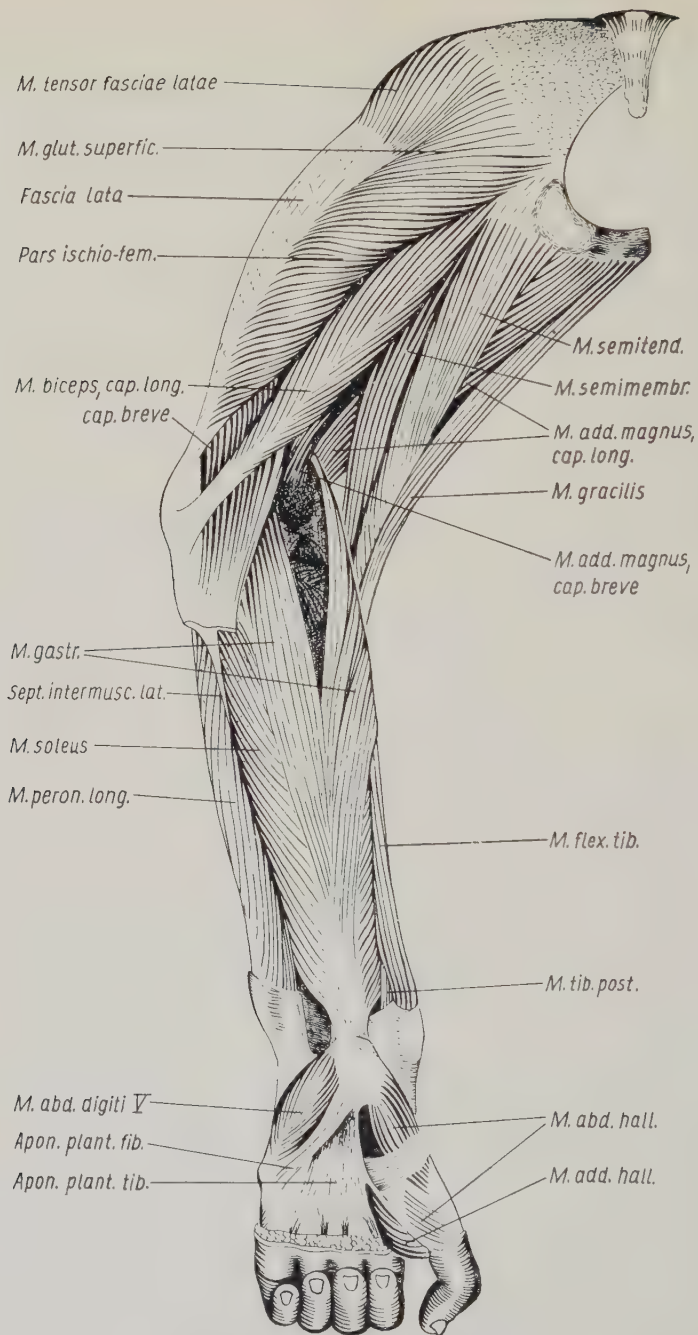


Abb. 5. Muskeln der Beugeseite der linken Hinterextremität des jüngeren Tieres, oberflächliche Schicht

merkte, daß die Fasern der gemeinsamen Insertion der *Mm. gracilis* und *semitendinosus* teilweise in das tiefe Blatt der Unterschenkel Fascie einstrahlen. Diese stellt gleichzeitig den aponeurotischen Ursprung des *M. soleus* dar (s. S. 464 und S. 469). Die Insertionen lassen das für den Menschen typische Bild des „*Pes anserinus*“ nicht ohne weiteres erkennen. Bei einigen Tieren reicht der *M. gracilis*, bei anderen der *M. semitendinosus* etwas weiter nach distal als der *M. sartorius*. Diese Feststellung ist jedoch problematisch, weil die Fasern der Sehnen sich vielfach in der Unterschenkel Fascie verlieren. Über die Deutung der Befunde bestehen Meinungsverschiedenheiten. Verschiedene Autoren (Duvernoy, Hepburn, Sommer, van Westrienen, Pira) erklären, ein „*Pes anserinus*“ sei nicht ausgebildet. De Pina kam nach Untersuchung einer Reihe von Primaten, darunter einer größeren Zahl von Menschen, dagegen zu dem Ergebnis, daß zwischen der Ausbildung des *Pes anserinus* beim Menschen und bei sämtlichen von ihm untersuchten Affen kein grundsätzlicher Unterschied bestehe. Sein Befund am Gorilla weicht in keiner Weise von den hier wiedergegebenen Beschreibungen ab.

Die runde Ursprungssehne des **M. sartorius** wird von Fasern des *Septum intermusculare iliacum* gebildet. Sie entspringen vom Lateralrand des Ilium, in der Mitte zwischen *Acetabulum* und *Spina iliaca anterior superior* (Abb. 2, 1). Der Muskel ist parallelfaserig. Der proximale Teil seines Ansatzes an der medialen Tibiafläche besteht aus Sehnenfasern, der distale Teil ist dagegen fleischig (Abb. 2).

*Innervation*: Ein Ast des N. femoralis dringt (Tier C) in das proximale Drittel oder (Tier B) in die Mitte der Unterseite ein.

*Variabilität*<sup>1</sup>: Die einzige Variante dieses Muskels beschreibt Kelly an dem Gorilla Chapmans. Bei diesem Tier entsprang ein zweiter, 0,6 cm breiter Muskelstreifen zwischen den Ursprüngen des *M. vastus medialis* und der Adduktoren an der *Facies medialis femoris*. Der Muskelstreifen erreichte den *M. sartorius* in Höhe des Kniegelenkes.

Der *M. sartorius* wurde stets aus dem N. femoralis versorgt (Deniker, Eisler 1890, Hepburn, Utschneider, Sommer, Raven 1950).

Die „Sitzfläche“ des *Tuber ischiadicum* ist von einer dicken Schicht fettfreien Bindegewebes überzogen. Aus derselben Bindegewebsmasse entstehen die Ursprungssehnen des **M. semitendinosus** und weiter lateral des *Caput longum m. bicipitis* sowie etwas tiefer des *M. semimembranosus*. Bei Tier C dehnt sich der Ursprung des *M. semitendinosus* bis über die Sitzfläche aus (Abb. 4c und 5). Der Muskel besteht aus annähernd parallelen Fasern und verjüngt

<sup>1</sup> 14 verschiedene Tiere; Duvernoy, Kelly, Macalister, Bischoff, Hartmann, Deniker, Hepburn, Sommer, van Westrienen, Pira, Raven (1950).



sich distalwärts. Er setzt, teilweise gemeinsam mit dem *M. gracilis*, an der *Facies medialis tibiae* an (Abb. 6; vgl. auch S. 463).

*Innervation*: Ein Ast des *N. ischiadicus* dringt im proximalen Drittel des Muskels in die Unterseite ein.

*Variabilität*: Vom *M. semitendinosus* sind einige Varianten bekannt<sup>1</sup>. Bei zwei Weibchen (Macalister, Eisler 1890) wies er eine *Inscriptio tendinea* auf. Bei einem anderen weiblichen Tier (Pira) besaß er eine lange, schlanke Endsehne, die knapp ein Viertel von der Gesamtlänge des Muskels ausmachte. Bei einem erwachsenen Weibchen (Sommer) war die Endsehne 6 cm, der Muskel dagegen nur 2 bis 3 cm breit.

Die Innervation erfolgte in allen untersuchten Fällen aus dem *N. ischiadicus* (Deniker, Hepburn, Sommer, Raven 1950), bei dem Tier von Eisler (1890) mit je einem Ast oberhalb und unterhalb der *Inscription*.

Der Ursprung des *M. semimembranosus* am *Tuber ischiadicum* ist vom *M. semitendinosus* verdeckt (Abb. 4c). Er bildet eine breite und flache Ursprungssehne, die an der lateralen Seite weit nach distal reicht. Die Endsehne ist rundlich und beginnt an der medialen Seite. Die Muskelfasern verlaufen daher schräg zur Längsrichtung, und der Muskel ist demnach einfach gefiedert (Abb. 4a). Bei beiden Tieren wird der Ansatz der Sehne unterhalb des medialen *Condylus* der *Tibia* vom *Lig. collaterale tibiale* verdeckt (Abb. 6). Das Band ist an seinem vorderen Rand mit der Unterschenkelfascie verwachsen. Eine Verbindung zwischen der Sehne und der Kapsel des Kniegelenkes besteht aus lockerem Bindegewebe.

*Innervation*: Ein Zweig des *N. ischiadicus* dringt noch vor der Mitte in die Unterseite des Muskels ein.

*Variabilität*<sup>2</sup>: Duvernoy und Sommer fanden den Ursprung des *M. semimembranosus* mit dem der *Pars ischiofemoralis* des *M. gluteus maximus* verbunden. Bei vier Tieren hing die Sehne mit der Kapsel des Kniegelenkes zusammen (Hepburn, Sommer, van Westrienen, Pira). Nach Deniker greift der Muskel mittels der *Fascia cruris* am Unterschenkel an. Möglicherweise beruht diese Angabe auf einem Irrtum, denn bei den Tieren B und C bestand zwar ebenfalls eine Verbindung zwischen dem *Peritenonium* und der Unterschenkelfascie, die Sehnenfasern setzten jedoch ohne Beziehung zur Fascie unter dem Seitenband an.

Die Innervation erfolgt regelmäßig aus dem *N. ischiadicus* (Deniker, Eisler 1890, Hepburn, Sommer, Raven 1950).

<sup>1</sup> 11 verschiedene Tiere; Duvernoy, Chapman, Macalister, Bischoff, Deniker, Hepburn, Sommer, van Westrienen, Pira, Raven (1950).

<sup>2</sup> 12 verschiedene Tiere; Duvernoy, Chapman, Macalister, Bischoff, Deniker, Hepburn, Sommer, van Westrienen, Vallois (1914), Pira, Raven (1950).



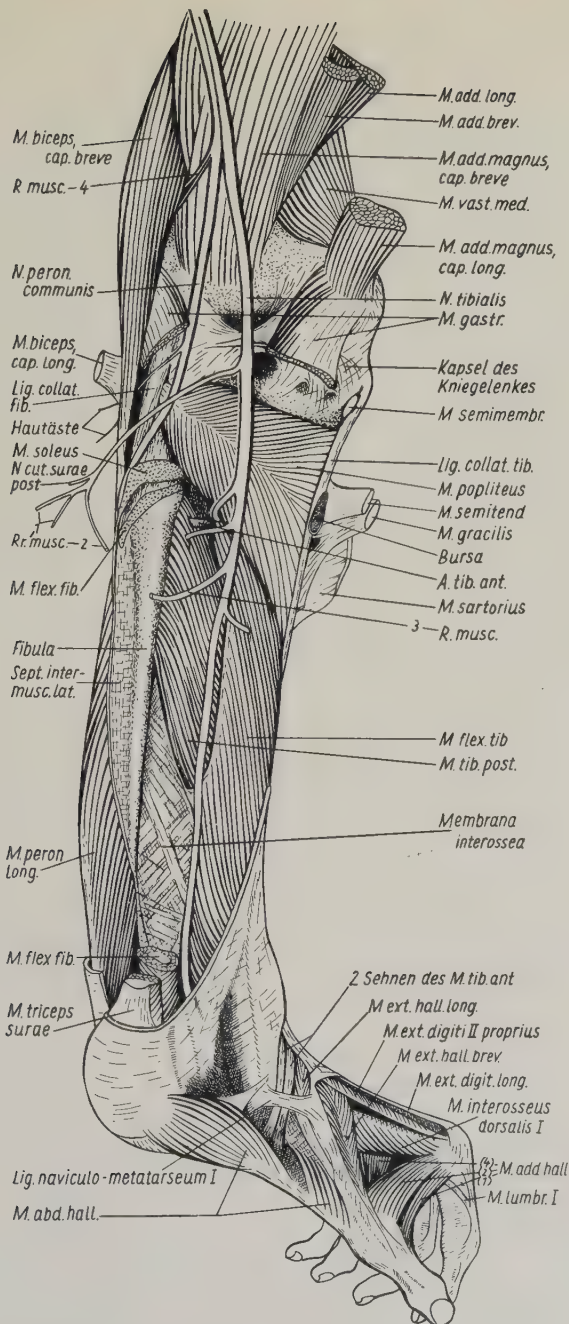


Abb. 6. Tiefe Muskelschicht der Knieregion und des Unterschenkels. Linkes Bein des älteren Tieres. Ansicht von hinten. An der Medialseite des Fußes ist die oberflächliche Muskelschicht dargestellt.

Die durchschnittenen Rr. musculares versorgten folgende Muskeln: 1 M. gastrocnemius, 2 M. soleus, 3 M. flexor fibularis, 4 M. biceps, Caput breve.

Die eingeklammerten Ziffern ( ) bezeichnen einzelne Portionen des M. adductor hallucis.

Nähere Erklärung im Text auf S. 493 ff.

Die beiden Köpfe des *M. biceps femoris* erweisen sich beim Gorilla als zwei völlig selbständige Muskeln.

Diese beiden Muskeln sind bei den Primaten sehr verschieden ausgebildet. Der lange Kopf ist bei den Prosimiern und bei den Cercopithecoiden ein breiter Muskelfächer, der vom Tuber ischiadicum entspringt und an der Fascia lata und am Unterschenkel ansetzt. Klaatsch sowie Steiner bezeichnen ihn als *M. flexor cruris lateralis*, Howell und Straus als *M. biceps*. Der kurze Kopf fehlt nach Klaatsch bei den Prosimiern und bei den Cercopithecoidea, ist jedoch bei den Ceboidea vorhanden. Bei den Callithricidae und Cebinae reicht er als „*M. glutaeo-cruralis*“ bis an die Glutaealfascie, bei den Atelinae und Alouattinae entspringt er als „*M. tenuissimus*“ vom Femur. Bei *Ateles* ist seine Insertion frei, während bei *Alouatta* seine Sehne mit der des *Caput longum* verwachsen ist.

Bei *Hylobates* sind die Sehnen der beiden Köpfe ähnlich wie beim Menschen vereinigt, bei *Pongo* dagegen nicht. Nach Sommer sind auch beim Schimpansen die Sehnen der beiden Muskeln zumeist miteinander verbunden. Vallois (1920) zeigte, daß der Verbindung zwischen den Sehnen eine funktionelle Bedeutung zukommt: Bei denjenigen Primaten, die das Kniegelenk stets gebeugt halten, sind die Insertionen getrennt, dagegen sind die Sehnen bei den übrigen, die das Kniegelenk völlig strecken können, miteinander verwachsen.

Das doppelt gefiederte *Caput longum* entspringt mit einer platten, kurzen Sehne zwischen dem *M. semitendinosus* und der *Pars ischiofemoralis* vom Tuber ischiadicum und von den verstärkten Fascien der beiden benachbarten Muskeln (Abb. 3, 5 und 7a). Seine Endsehne setzt an der Vorderseite der Tibia, unterhalb des lateralen Condylus, und am *Caput fibulae* an. Einige Faserzüge der Sehne verlieren sich in der Vorderseite der Kniegelenkscapsel und, gemeinsam mit der Sehne des *Caput breve*, in der *Fascia cruris* (Abb. 7a).

*Innervation*: Ein Ast des N. ischiadicus (vgl. S. 461) dringt im proximalen Drittel des Muskels in dessen Unterseite ein.

*Variabilität*: Form und Verlauf des *Caput longum* sind beim Gorilla durchaus konstant wie oben beschrieben<sup>1</sup>. Das gleiche gilt für die Innervation (Deniker, Eisler 1890, Hepburn, Sommer, Raven 1950).

Das parallelfaserige *Caput breve* entspringt fleischig vom mittleren Drittel des Femur. Sein Ursprung dehnt sich bei Tier C bis auf die Fascie des *M. vastus lateralis* aus. Er begrenzt die Kniekehle nach lateral (Abb. 3, 4a, 5, 6 und 7a). Die Insertion der brei-

<sup>1</sup> 13 verschiedene Individuen; Duvernoy, Macalister, Chapman, Bischoff, Deniker, Symington, Hepburn, Klaatsch, Sommer, van Westrienen, Pira, Raven (1950).

ten und flachen Endsehne beginnt am Caput fibulae und setzt sich auf das Septum intermusculare laterale fort. Ein distaler Teil der Sehne vereinigt sich mit Sehnenfasern des Caput longum und strahlt in die Unterschenkelfascie ein. Vor der Insertion überquert die Sehne das Lig. collaterale fibulare (Abb. 7a). Zwischen der Sehne und dem Band liegt ein Schleimbeutel.

*Innervation:* Der Nervenast für den kurzen Kopf spaltet sich schon weit proximal vom N. peronaeus ab. Er dringt von medial her in die Mitte des Muskels ein.

*Variabilität<sup>1</sup>:* Bei einem jungen Weibchen (Pira) entsprang ein proximales Bündel von Muskelfasern mit einer langen Sehne vom Femur in Höhe des Trochanter minor und schloß sich dann dem Hauptteil des Muskels an. Bei einem alten Männchen (Duvernoy) reichte der Ursprung ebenfalls bis in die Höhe des Trochanter minor. Der Hauptteil des Muskels inserierte am Caput fibulae. Ein schmaleres Bündel, das sich von seiner medialen Seite abgespalten hatte, bildete eine eigene breite Sehne, die sich in der Unterschenkelfascie verlor. Bei je zwei männlichen (Klaatsch, Raven 1950) und zwei weiblichen (Ranke, Sommer) Tieren verschiedenen Alters dehnte sich die Ursprungsfläche an der Rückseite des Femur bis auf die Fascie des M. vastus lateralis aus. Die übrigen Autoren beschreiben den Ursprung nicht näher.

Das Caput breve wird aus dem N. peronaeus innerviert (Eisler 1890, Hepburn, Ranke, Klaatsch, Sommer, Pira, Raven 1950). Deniker erklärt, der M. biceps würde vom N. tibialis versorgt. Es ist nicht klar, ob sich diese Angabe tatsächlich auf beide Anteile des Muskels beziehen soll.

#### d) Strecker des Kniegelenkes

Die Streckmuskulatur am Oberschenkel des Gorillas ist in gleicher Weise wie beim Menschen gegliedert. Alle Muskeln sind im distalen Drittel miteinander verwachsen.

Der **M. rectus femoris** besitzt nur einen Ursprungskopf. Er entspringt oberhalb des Acetabulum mit einer kurzen, runden Sehne, die die Unterkante des Septum intermusculare iliacum bildet. Seine Fasern divergieren von der Ursprungssehne aus distalwärts (Abb. 1, 2 und 3) und inserieren mittels einer Sehne, die an der Unterseite des Muskels liegt.

Der **M. vastus intermedius** ist flach und hat die Form eines gleichschenkligen Dreiecks. Sein Ursprung ist proximal auf die vordere Fläche des Femur beschränkt, geht in dessen distaler Hälfte

<sup>1</sup> 14 verschiedene Tiere; die in der Fußnote auf Seite 466 zitierten Autoren sowie Ranke.

jedoch auch auf die Seitenflächen über. Die Muskelfasern konvergieren zu einer an der Muskeoberfläche gelegenen Sehnenplatte.

Die Ursprungsflächen der **Mm. vasti medialis** und **lateralis** am Femur sind proximal breit und werden distalwärts im gleichen Maße schmaler, in dem der *M. vastus intermedius* an Breite zunimmt. Bei beiden Tieren entspringen Fasern des *M. vastus lateralis* sowohl medial als auch lateral der Insertion der *Pars scansorica*.

Sowohl der *M. vastus medialis* wie der *M. vastus lateralis* sind einfach gefiedert. Die Muskelfasern entspringen zum Teil direkt vom Femur, zum Teil auch von oberflächlich gelegenen Sehnenfasern. Sie inserieren an Sehnenplatten, die an der Unterseite der Muskeln gelegen sind. Somit berühren die Sehnen der vier Streckmuskeln einander. In der distalen Hälfte des Oberschenkels verschmelzen zunächst die Sehnen der *Mm. rectus femoris* und *vastus lateralis*; dann schließt sich ihnen die Sehne des *M. vastus medialis* und zuletzt die Sehne des *M. vastus intermedius* an.

Aus dieser Vereinigung der Einzelsehnen geht die gemeinsame Sehne des *M. quadriceps* hervor, die vor der Vorderwand der Kniegelenkkapsel liegt (Abb. 7a und S. 506). Sie ist beim Gorilla wesentlich kürzer als beim Menschen.

Der ***M. articularis genus*** besteht bei Tier C aus einer dünnen Platte von Muskelfasern, die an der Kapsel des Kniegelenkes, unter der Sehne der *Mm. vasti*, inserieren. Bei Tier B fehlt er vollständig.

Der ***M. vastus lateralis*** ist wesentlich schwerer als der *M. vastus medialis* (vgl. Tab. 6). Setzt man das Gewicht des *M. vastus medialis* gleich 100, so beträgt dasjenige des *M. vastus lateralis* bei Tier B 140, bei dem größeren Tier C sogar 230.

*Innervation:* Der *N. femoralis* legt sich dem medialen Rand des *M. rectus femoris* an. Seine Äste dringen von der Oberseite her in die *Mm. vasti* und von der Unterseite her in den *M. rectus femoris* ein.

*Variabilität:* Die *Mm. vasti* sind bei allen in der Literatur<sup>1</sup> beschriebenen Individuen sehr eng miteinander verbunden und inserieren gemeinsam mit relativ kurzen Sehnenfasern an der Patella. Drei Gorillas besaßen einen zweiköpfigen *M. rectus femoris* (Macalister, Hepburn, Pira). Ein *M. articularis genus* wurde nur viermal erwähnt (Hepburn, van Westrienen,

<sup>1</sup> 12 verschiedene Tiere; Duvernoy, Macalister, Chapman, Bischoff, Deniker, Hepburn, Sommer, van Westrienen, Vallois (1920), Pira, Raven (1950).



Vallois 1914, Raven 1950). Sommer und Raven vermerkten, daß der Ursprung des *M. vastus lateralis* die Insertion der Pars scansorica umfaßt. Duvernoy hebt hervor, daß bei seinem erwachsenen, männlichen Tier der *M. vastus lateralis* mächtiger entwickelt war als die übrigen Streckmuskeln. Ebenso wie die Gewichtsunterschiede der Muskeln bei den Tieren B und C weist dieser Befund darauf hin, daß sich der *M. vastus lateralis* mit zunehmendem Alter stärker entfaltet.

Die Innervation der Streckergruppe aus dem *N. femoralis* ist konstant (Deniker, Eisler 1890, Hepburn, Utschneider, Sommer, Raven 1950).

#### e) Dorsalflexoren des Fußes und Zehenstrecker

Die gemeinsame **Fascie der Unterschenkelmuskeln** ist unterhalb des Knies aponeurotisch. Sie besteht zum Teil aus Sehnenfasern der schon beschriebenen Beuger (Abb. 3, 5 und 7a). Gleichzeitig dient sie auch der Unterschenkelmuskulatur als zusätzliche Ursprungsfläche. Sie beginnt an der *Margo anterior tibiae*, schließt die vorderen Unterschenkelmuskeln ein und ist mit den *Septa intermuscularia* fest verwachsen. Am lateralen Rand des *M. soleus* spaltet sie sich in die dünnere Fascie des *M. gastrocnemius* und die starke *Fascia cruris profunda*, die den *M. soleus* einschließt und die *Mm. popliteus* und *flexor tibialis* bedeckt. An der medialen Seite der zuletzt genannten Muskeln inseriert sie an der *Margo medialis tibiae*, weiter proximal am hinteren Rand des *Lig. collaterale tibiale* (Abb. 4a). Der Gefäßnervenstrang verläuft am medialen Rand des *M. soleus* zwischen zwei Blättern der *Fascia cruris profunda*. In der distalen Hälfte des Unterschenkels wird die *Fascia cruris* dünner. Verstärkte Faserzüge bilden in der Fußbeuge ein *Lig. transversum cruris* und ein bei beiden Tieren unvollständig ausgebildetes *Lig. cruciatum* (Abb. 1 und 7a). Die Bandschleife, die die Sehne des *M. extensor digitorum longus* fixiert, ist mit der Vorderwand der Kapsel des Talocruralgelenkes verwachsen und wird vom *Lig. cruciatum* verdeckt (Abb. 14, „Ringband“). In Höhe des Ansatzes des *M. triceps surae* verbindet ein kräftiger Faserzug das *Lig. laciniatum* mit dem *Retinaculum peroneorum* (Abb. 1, 3, 4a, 5, 6 und 7a).

**Variabilität:** In der Literatur finden sich nur vereinzelt Angaben über die *Ligg. transversum cruris* und *cruciatum* (Duvernoy, Deniker, Rothschuh, Sommer, Pira). Die Abbildungen und die immer sehr kurzen Beschreibungen lassen erkennen, daß die Befunde an Tier C dem Durchschnittsverhalten entsprechen. Die Beschreibungen der Muskeln zeigen, daß die *Fascia cruris* in allen Fällen aponeurotisch ist und ein zusätzliches Ursprungsfeld für die Unterschenkelmuskeln darstellt.



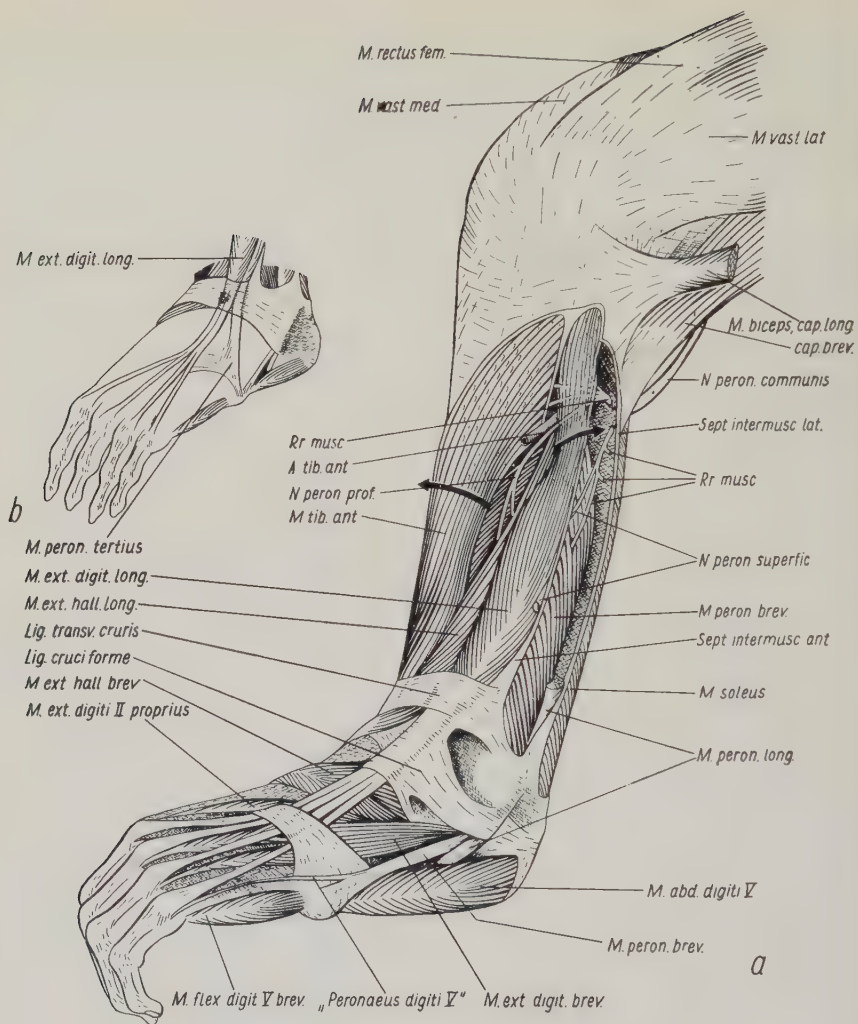


Abb. 7. Oberflächliche Muskelschicht von Unterschenkel und Fuß.

a Linkes Bein des älteren Tieres. Ansicht von vorn. Die Mm. tibialis anterior und extensor digitorum longus sind mit Haken auseinandergezogen, um die Durchtrittsstellen der Gefäße und den Verlauf des N. peroneus profundus zu zeigen. Der M. peroneus longus ist entfernt. Die zwei abgetrennten Rr. musculares innervierten den M. peroneus longus.  
 b Der abgesetzte Fuß. Die kleinen Fußmuskeln sind der besseren Übersicht wegen weggelassen

Der **M. tibialis anterior** ist der ausgedehnteste und schwerste Muskel an der Vorderseite des Unterschenkels (Abb. 1, 3 und 7a, Tab. 6). Er entspringt von der proximalen Hälfte der Facies lateralis tibiae und der Margo anterior tibiae. Das Ursprungsfeld dehnt

sich bei Tier C über die Membrana interossea bis an die Fibula aus, bei Tier B reicht es nur bis in die Mitte der Membran und berührt die Fibula nicht. Weitere Muskelfasern entspringen von der Fascia cruris und vom proximalen Teil der Fascie des *M. extensor digitorum longus*. Die längsten Muskelfasern entspringen am weitesten proximal und konvergieren distalwärts, bevor sie in die Sehne übergehen. Je weiter distal die übrigen Muskelfasern entspringen, um so kürzer werden sie, und um so größer wird der Winkel, unter dem sie an der Sehne ansetzen.

Entsprechende Verhältnisse beschrieb Kolb beim Menschen. Das Prinzip dieser Anordnung besteht offenbar darin, daß Fiederungswinkel und Faserlänge in allen Abschnitten des Muskels so aufeinander abgestimmt sind, daß alle Muskelfasern die gleiche Hubhöhe besitzen (vgl. Pfuhl und Kolb). Nur unter dieser Voraussetzung ist übrigens eine koordinierte Wirkung der verschiedenen Anteile eines komplizierter strukturierten Muskels denkbar. Grundsätzlich der gleiche Fiederungstyp findet sich auch bei vielen anderen Muskeln (vgl. z. B. *Mm. flexores tibialis und fibularis, tibialis posterior, extensor digitorum longus* u. a.).

Die Sehne liegt zunächst im Innern, weiter distal an der Oberfläche des Muskels. Sie ist längs geteilt, und ihre beiden Anteile liegen dicht nebeneinander (Abb. 6). Die stärkere der beiden Teilsehnen setzt am proximalen Rand des *Os cuneiforme mediale* an; die schwächere zieht zum distal-medialen Rand des *Os cuneiforme mediale* und zur Basis des 1. Metatarsale. Beide Sehnen verlaufen in einer gemeinsamen Sehnenscheide, die am *Lig. transversum cruris* beginnt. Bei Tier A war nur die Insertion des Muskels erhalten. Sie glich dem Befund an den Tieren B und C in jeder Einzelheit.

*Innervation:* Der Nervenast für den *M. tibialis anterior* entstammt dem *N. peroneus profundus*. Er dringt im proximalen Viertel in die Unterseite ein.

*Variabilität:* Der Ursprung des *M. tibialis anterior* variierte in keinem der in der Literatur<sup>1</sup> beschriebenen Fälle. Die Endsehne ist immer mehr oder weniger deutlich längs gespalten. Bei einem männlichen Tier (Duvernoy) ging ein „*M. abductor hallucis longus*“ von der *Facies medialis tibiae* und der *Membrana interossea* zur Basis des Metatarsale I. Es handelt sich hier offenbar um ein Muskelbündel, das vom *M. tibialis* abgespalten ist. Ähnliche Verhältnisse fand Straus am Fuß des Berggorilla: Drei Sehnen des *M. tibialis anterior* setzten bei diesem Tier am *Naviculare, Cuneiforme mediale* und an der Basis des Metatarsale I an.

<sup>1</sup> 13 verschiedene Tiere; Duvernoy, Huxley, Macalister, Chapman, Bischoff, Deniker, Rothsuh, Hepburn, Ranke, Sommer, Pira, Raven (1950).

Die Innervation ist konstant (Deniker, Eisler 1890, Hepburn, Ranke, Sommer, Raven 1950).

Der lange und schmale **M. extensor digitorum longus** entspringt am oberen Tibio-Fibular-Gelenk und von der oberen Hälfte (Tier B) oder den beiden oberen Dritteln der Fibula (Tier C). Der Ursprung dehnt sich auf das weit nach distal reichende Septum anterius, die Fascia cruris und die Fascie des M. tibialis anterior aus. Der Muskel gehört dem gleichen Fiederungstyp an wie der schon beschriebene M. tibialis anterior (s. S. 471). Die Sehne bildet sich im Innern des Muskels und wird bei Tier C (Abb. 7a) unter dem Lig. transversum cruris, bei Tier B (Abb. 3) auf dem Fußrücken frei. Eine Scheide umhüllt die Sehne vom Lig. transversum cruris bis zur Mitte der Metatarsalia. In der Fußbeuge spaltet sich die Sehne in zwei Hälften, von denen sich die laterale in die Strecksehnen für die 4. und 5. Zehe, die mediale (weiter distal) für die 2. und 3. Zehe aufteilt. (Abb. 3 und 7a). In Höhe der Metatarso-Phalangeal-Gelenke vereinigen sich die Sehnen mit denen des M. extensor digitorum brevis zu den Dorsalaponeurosen. Diese geben an jedem Interphalangealgelenk Fasern zur Basis des jeweils nächsten Zehengliedes ab (Abb. 7a und 14).

Bei Tier B verbinden schwache *Juncturae tendinum* die Sehnen der 4. und 5. Zehe.

Bei Tier C sind die lateralen Sehnen durch eine dünne Platte von Bindegewebsfasern mit der Basis des 5. Metatarsale verbunden. Ein Streifen der Fascie verstärkt diese Faserplatte, unter der die Sehnenscheiden enden (Abb. 7a).

Das Tier A besitzt einen sog. „M. peronaeus tertius“. Aus dem zweigeteilten Muskelbauch des M. extensor digitorum longus gehen medial die beschriebenen Strecksehnen, dazu lateral eine noch stärkere Sehne hervor, die an der Basis des Metatarsale V ansetzt. Diese Sehne ist durch eine Faserplatte mit der Strecksehne der 5. Zehe verbunden (Abb. 7b).

*Innervation:* Ein Ast des N. peronaeus profundus dringt im proximalen Drittel des Muskels in dessen Unterseite ein.

*Variabilität:* Die Insertionen des M. extensor digitorum longus sind variabel<sup>1</sup>. Die Strecksehnen der vier lateralen Zehen waren bei jedem Tier vor-

<sup>1</sup> 21 verschiedene Tiere; Duvernoy, Huxley, Macalister, Chapman, Bischoff, Hartmann, Deniker, Symington, Roths Schuh, Hepburn, Eisler (1895), Ranke, Sommer, Pira, Morton, Straus, Raven (1950)

— 2 Tiere —.

handen. Bei drei Tieren (Eisler 1895, Abb. 79A und 79B in Raven 1950) bestand eine Verbindung zwischen den Sehnen und der Tuberositas ossis metatarsalis V, wie sie oben für Tier C beschrieben wurde. Zwei andere Tiere (Rothschuh, Sommer) besaßen, ebenso wie Tier A, einen gut entwickelten „M. peroneus tertius“. Auch an beiden Füßen des Berggorillas (Straus, Morton) war ein „M. peroneus tertius“ ausgebildet. Am linken Fuß zweigte kurz vor dem Ansatz seiner Sehne ein dünnes Faserbündel rechtwinklig ab und schloß sich der Streckaponeurose der 5. Zehe an (Morton). Eine entsprechende Sehne, die sich vom M. peroneus brevis abspaltete, ist als Rudiment eines „M. peroneus digiti V“ angesehen worden. Die Problematik dieses Muskels wird auf Seite 475 diskutiert. Am rechten Fuß eines weiblichen Tieres (Eisler 1895) spaltete sich ein „minimales Muskelchen“ vom M. extensor digitorum longus ab und inserierte mit einer „fadendünnen“ Sehne an der Mitte und am Capitulum des Metatarsale V.

Bei zwei Tieren, einem Männchen (Morton) und einem Weibchen (Ranke) gingen aus dem M. extensor digitorum longus drei Sehnen hervor. Der Muskel bestand aus mehreren Faserbündeln. Das am weitesten proximal entspringende Bündel lief in die Strecksehnen der 2., 3. und 4. Zehe aus. Bei dem Weibchen vereinigten sich Fasern des ersten und zweiten Muskelbauches zur Strecksehne der 5. Zehe. Der Hauptteil des zweiten Muskelbauches, der sehr weit distal an der Fibula entsprang, endete als „M. peroneus tertius“ an der Basis des 5. Metatarsale. Bei dem Männchen ging aus dem zweiten Muskelbauch die Strecksehne der 5. Zehe mit einer kräftigen Abzweigung zur Tuberositas ossis metatarsalis V hervor. Das dritte Muskelfaserbündel lieferte eine Sehne, die ebenfalls an der Tuberositas metatarsalis V ansetzte. Diese Sehne gab einen ganz dünnen „fadenförmigen“ Faserzug ab, der als „Peroneus digiti quinti“ an der Dorsalaponeurose der 5. Zehe inserierte. Bei 10 Tieren fehlte jede Andeutung eines M. peroneus tertius. Juncturae tendinum wurden außerdem bei einem weiblichen Tier (Pira) zwischen den Sehnen der 3. und 4. Zehe gefunden. Diese Variationen sind offenbar weder vom Geschlecht noch vom Alter des Tieres abhängig.

Die Innervation erfolgte stets aus dem N. peroneus profundus (Deniker, Eisler, 1890; Hepburn, Ranke, Sommer, Raven, 1950).

Der **M. extensor hallucis longus** entspringt distal des Caput an der medialen Kante der Fibula; bei dem Tier B dehnt sich das Ursprungsfeld auch noch auf einen Streifen der Membrana interossea aus. Er wird vollkommen von den Mm. tibialis anterior und extensor digitorum longus verdeckt. Die Muskelfasern sind sehr lang und fein. Die Fiederung gleicht der des M. tibialis anterior (s. S. 471, Abb. 7a). Die im Innern des Muskels gelegene Sehne wird proximal des Halluxgrundgelenkes frei. Sie wird in ihrer ganzen Länge von einer Sehnenscheide umschlossen, verläuft hinter (fernenwärts) der Sehne des M. extensor hallucis brevis und inseriert an der Basis der Endphalanx (Abb. 6). Einige Fasern setzen schon am Metatarso-Phalangeal-Gelenk an.



Diese Beschreibung gilt ebenfalls für die Endsehne dieses Muskels an dem abgesetzten Fuß (Präparat A).

*Innervation:* Ein Zweig des N. peronaeus profundus dringt von der tibialen Seite her in das proximale Drittel des Muskels ein.

*Variabilität*<sup>1</sup>: Das Ursprungsfeld des M. extensor hallucis longus dehnt sich proximalwärts verschieden weit aus. Bei einem jungen Weibchen (Macalister) begann es erst in der Mitte der Fibula. Bei einem alten, männlichen Tier (Raven 1950) ging der Muskel schon proximal des Lig. transversum cruris in die Sehne über. Die Sehne wurde verschiedentlich (Hepburn, Sommer) als Dorsalaponeurose bezeichnet.

Von der Norm abweichende Befunde der Nervenversorgung sind nicht bekannt (Deniker, Eisler 1890, Hepburn, Sommer, Raven 1950).

Der **M. peronaeus longus** liegt zwischen den Septa intermuscularia (Abb. 3 und 6). Die längsten Fasern des Muskels entspringen vom proximalen Viertel der Fibula und von der Fascia cruris. Sie konvergieren zu einer oberflächlich gelegenen Sehne. Von den oberen drei Vierteln des Septum laterale entspringen kürzere Muskelfasern, die unter einem größeren Fiederungswinkel an der Sehne angreifen. Auch von der proximalen Hälfte des Septum anterius ziehen Muskelfasern zum oberen Viertel der Sehne, die zunächst lateral von der des M. peronaeus brevis verläuft.

Nach der von Pfuhl vorgeschlagenen Bezeichnungsweise ist der M. peronaeus longus als einseitig gefiederter Muskel anzusehen, der proximal eine doppelte, distal eine einfache Fiederung besitzt. Vom Malleolus lateralis an sind beide Sehnen von einer anfangs gemeinsamen Sehnenscheide umhüllt. Die Sehne des M. peronaeus longus biegt um das Cuboid und setzt an der Basis des ersten Metatarsale an. In der Planta ist die Sehnenscheide vollständig mit den kurzen Bändern der Fußsohle verschmolzen (Abb. 11). Bei den Tieren A und C hat die Sehne einen zusätzlichen Ansatz an der Plantarfläche des Cuboids.

*Innervation:* Der N. peronaeus communis durchsetzt den Muskelursprung am Caput fibulae. Hier spaltet er sich in den N. peronaeus profundus und den N. peronaeus superficialis. Von diesem lösen sich mehrere Zweige, von denen einer den M. peronaeus brevis erreicht, während die anderen den M. peronaeus longus innervieren (Abb. 4a und 7).

<sup>1</sup> 13 verschiedene Tiere; Duvernoy, Macalister, Chapman, Bischoff, Deniker, Rothschild, Ranke, Hepburn, Sommer, Pira, Straus, Raven (1950).



*Variabilität*<sup>1</sup>: Bei einem erwachsenen Weibchen (Sommer) war der *M. peroneus longus* in den beiden oberen Dritteln der Fibula vollständig mit dem *M. peroneus brevis* verwachsen. Die Muskeln trennten sich erst weiter distal voneinander. Das Ursprungsfeld dieses Muskels an der Fibula war zuweilen etwas weiter nach proximal oder distal ausgedehnt (vgl. unten). Straus fand beim Berggorilla ebenfalls einen zusätzlichen Ansatz der Sehne an der dorsalen und plantaren Fläche des Cuboids.

Die Innervation ist konstant (Deniker, Eisler 1890, Hepburn, Ranke, Sommer, Raven 1950).

Der *M. peroneus brevis* liegt unter, zum Teil auch neben dem *M. peroneus longus*. Sein Ursprung beginnt am Ende des proximalen Fibuladrittels und dehnt sich distalwärts über die seitliche Fläche der Fibula bis auf das Septum anterius aus. Kurz vor dem Malleolus lateralis geht der Muskelursprung auch auf das Septum laterale über (Abb. 4a und 7a). Die Sehne dieses Muskels liegt an der Oberfläche und wird hinter dem Malleolus lateralis frei. Im Sinne von Pfuhl handelt es sich hier um einen einseitig doppelt gefiederten Muskel. Die Insertion der Sehne liegt bei allen drei Tieren (A, B und C) an der Basis des Metatarsale V (Abb. 14).

Bei Tier C zieht ein dünnes, fadenförmiges Bündel von Sehnenfasern über die Insertion hinaus und erreicht die Dorsalaponeurose der 5. Zehe (Abb. 7a und 14).

Dieser Strang ist (nach Sommer) als Rudiment eines *M. peroneus digiti V* aufzufassen, der bei den Cercopithecoidea und Cebidae von der Fibula entspringt und an der Dorsalaponeurose der 5. Zehe inseriert. Es handelt sich hierbei um den Rest des bei primitiven Säugern (Ruge 1876, zit. nach Sommer) von der Fibula entspringenden *M. extensor digitorum brevis*. Ein *M. peroneus digiti quinti* wird beim Menschen gelegentlich als Muskel, öfter als Sehnenrudiment gefunden (Sommer).

*Innervation*: Ein Zweig aus dem *N. peroneus superficialis* dringt am proximalen Rand des Muskels in die Oberseite ein.

*Variabilität*<sup>2</sup>: Die Ausdehnung des Ursprungsfeldes des *M. peroneus brevis* nach proximal vikariiert zur Ausdehnung des Ursprungsfeldes des *M. peroneus longus*. Die *Mm. peronei* eines weiblichen Tieres (Sommer) waren, wie schon oben erwähnt, am Ursprung miteinander verwachsen.

Das Sehnenrudiment eines „*M. peroneus digiti quinti*“ wurde bei einem männlichen (Raven) und vier weiblichen Tieren (Macalister, Deniker,

---

1, 2 16 verschiedene Tiere; Duvernoy, Macalister, Chapman, Bischoff, Hartmann, Deniker, Rothsuh, Ranke, Hepburn, Sommer, Pira, Straus, Raven (1950).

Pira, Straus) sowie einem Fetus (Deniker) gefunden. Am rechten Fuß des Berggorillas (Straus) bestand die Sehne des *M. extensor digitorum longus*, die an der *Tuberositas ossis metatarsalis V* inserierte („*Peronaeus tertius*“) aus zwei Schichten, zwischen denen der „*Peronaeus digiti quinti*“ hindurchzog. Am linken Fuß des gleichen Tieres (Morton) jedoch spaltete sich ein dem „*Peronaeus digiti quinti*“ entsprechender Faserstrang von der Sehne des *M. extensor digitorum longus* (also vom „*Peronaeus tertius*“) ab.

Die Innervation erfolgt ausnahmslos aus dem *N. peronaeus superficialis* (Deniker, Eisler 1890, Hepburn, Ranke, Sommer, Raven 1950).

Die *Mm. extensores digitorum und hallucis breves* entspringen gemeinsam von der lateralen Fläche des *Calcaneus* (Abb. 14). Der zunächst einheitliche Muskel spaltet sich in vier (Tier A und B) oder fünf Bündel (Tier C). An der Unterseite der doppelt gefiederten Muskelbündel liegen deren Sehnen. Das erste Bündel zieht als *M. extensor hallucis brevis* zur 1. Zehe. Sein Ursprung greift auf die Kapsel des Talo-Crural-Gelenkes über. Die Sehne verläuft vor (zehenwärts) derjenigen des *M. extensor hallucis longus* und setzt an der Basis der Grundphalanx an. Sie ist in ihrer ganzen Länge von einer Sehnenscheide umschlossen (Abb. 6). Die Sehnen der übrigen Muskelbündel vereinigen sich mit den Sehnen des langen Streckers und bilden mit ihnen gemeinsam die Dorsalaponeurosen der 2., 3. und 4. Zehe.

Bei Tier C ziehen zwei Bündel des *M. extensor brevis* zur 2. Zehe. Eines von ihnen schließt sich der langen Strecksehne von lateral und das andere von medial her an („*M. extensor digiti II proprius*“; Abb. 6, 7a).

*Innervation*: Ein Zweig des *N. peronaeus profundus* dringt nahe am Ursprung in die Unterseite des Muskels ein.

*Variabilität*<sup>1</sup>: In der Literatur wurden verschiedene Varianten dieses Muskels beschrieben. Bei einem alten Männchen (Raven 1950) ging vom *M. extensor hallucis brevis* ein schwaches Muskelbündel aus, das mit einer schlanken Sehne an der Grundphalanx der 2. Zehe inserierte. Es bildete ebenfalls einen *M. extensor digiti II proprius*. Huxley erwähnt im Zusammenhang mit der Fußmuskulatur die Existenz eines „*M. extensor indicis*“. Es bleibt unklar, ob sich diese Angabe auf den Fuß oder auf die Hand bezieht.

Der Muskel wurde in allen Fällen aus dem *N. peronaeus profundus* innerviert (Deniker, Eisler 1890, Hepburn, Sommer, Straus, Raven 1950).

<sup>1</sup> 12 verschiedene Tiere; Duvernoy, Huxley, Chapman, Bischoff, Deniker, Roths Schuh, Hepburn, Sommer, Pira, Straus, Raven (1950), bei Macalister nicht erwähnt.

f) Plantarflexoren des Fußes und *M. popliteus*

Die beiden Köpfe des *M. gastrocnemius* entspringen teils fleischig oberhalb der Femurcondylen, teils sehnig von der rückwärtigen Wand der Gelenkkapsel (Abb. 6). Die Muskelfasern divergieren vom Ursprung aus und verlaufen dann parallel. Beide Köpfe vereinigen sich schon im proximalen Drittel des Unterschenkels. Der laterale Kopf ist schwächer und verwächst in der distalen Hälfte des Unterschenkels mit dem *M. soleus*. Der stärkere mediale Kopf bleibt aber bis in die Nähe der Insertion des *M. triceps surae* selbständig (Abb. 1, 3, 4a und 5).

*Innervation*: Ein Ast des N. tibialis teilt sich zwischen den Köpfen des *M. gastrocnemius* in 2 Zweige, die von der Unterseite her in jeden Muskelkopf eindringen.

*Variabilität*<sup>1</sup>: Mehrere Autoren heben hervor, daß der Ursprung beider Köpfe ganz oder teilweise auf der Kapsel des Kniegelenkes liegt (van Westrienen, Vallois 1914, Frey, Pira, Raven 1950). Der *M. gastrocnemius* verwächst nicht bei allen Tieren auf der gleichen Höhe mit dem *M. soleus*. Bei vier Tieren bleiben die Fleischfasern des stärkeren Caput mediale bis zur Insertion frei (Duvernoy, Sommer, Rothschuh, Raven). Das schwächere Caput laterale reicht niemals so weit nach distal wie der mediale Kopf.

Bei einem Tier (Raven 1950) war der fleischige vom sehnigen Ursprungsteil des Caput laterale durch einen Spalt getrennt. Der Autor vermutet, daß der fleischige Ursprung als Rest des *M. plantaris* aufzufassen sei. Indessen besteht bei anderen Tieren (van Westrienen, Frey, Tiere B und C) auch der Ursprung des Caput mediale aus zwei Teilen. Diese Befunde machen Ravens Annahme unwahrscheinlich. Ein Sesambein im Muskelursprung ist beim Gorilla bisher noch nie gefunden worden.

Der Muskel wird in allen Fällen vom N. tibialis versorgt (Deniker, Eisler 1890, Hepburn, Sommer, Raven 1950).

Der *M. plantaris* fehlte, ebenso wie bei allen bisher untersuchten Gorillas.

Nach Glaesmer ist dieser Muskel bei den Prosimiern, bei den Callithricidae und bei den Cercopithecoidea ausgebildet, dagegen fehlt er bei allen Cebidae und bei den meisten Pongidae.

Der *M. soleus* ist einfach gefiedert (Abb. 1, 3 und 4a). Seine Muskelfasern verbinden zwei Sehnenplatten miteinander. Eine von ihnen bedeckt die Unterseite des Muskels. Sie setzt lateral am Caput fibulae an und ist mit dem freien Rand des Septum laterale

<sup>1</sup> 17 verschiedene Tiere; Duvernoy, Macalister, Chapman, Bischoff, Hartmann, Deniker, Rothschuh, Hepburn, Sommer, van Westrienen, Vallois (1914), Frey, Pira, Raven (1950).

verwachsen. Nach medial geht sie in die sehr starke Fascia cruris profunda über, die, wie bereits beschrieben (s. S. 469), an der Margo medialis tibiae inseriert. Von diesem Sehnen Spiegel und von dem Teil der Fascia cruris, der den M. soleus bedeckt, verlaufen die Muskelfasern zu der zweiten Aponeurose, die die beiden distalen Drittel der Oberfläche des Muskels bedeckt. Die proximalen Fasern setzen unter einem kleineren Fiederungswinkel an als die distalen und sind zudem länger (bei Tier B 32 mm gegenüber 24 mm der distalen Fasern). Distal von der Verwachungsstelle mit dem M. gastrocnemius wird die Aponeurose zu einer starken, keilförmigen Sehne, die am Tuber calcanei inseriert. Bei den Tieren C (Abb. 6) und A schließen sich, im Gegensatz zu Tier B (Abb. 5), nicht alle Muskelfasern der Sehne an, und die Insertion ist zum Teil fleischig.

*Innervation:* Ein Ast des N. tibialis dringt von der Oberseite her im proximalen Viertel in den Muskel ein.

*Variabilität:* In der Literatur<sup>1</sup> werden besonders die Ursprungsverhältnisse des M. soleus diskutiert. Häufig wird nur ein fibularer Ursprung erwähnt (8 Tiere; Duvernoy, Huxley, Chapman, Bischoff, Roths Schuh, Hepburn, van Westrienen, Pira); bei den übrigen Tieren wird daneben noch ein tibialer Ursprung beschrieben. Die Insertionen sind zum Teil rein sehnig, zum Teil erreichen auch Muskelfasern das Tuber calcanei (vgl. oben).

Bei allen bisher untersuchten Individuen wurde der Muskel vom N. tibialis innerviert (Deniker, Eisler 1890, Hepburn, Sommer, Raven 1950).

Der Ursprung des **M. popliteus** am proximalen Drittel der Margo medialis tibiae erstreckt sich bis unter das Lig. collaterale tibiale. Der Muskel ist sehr ausgedehnt und, ähnlich wie der M. peroneus longus, doppelt gefiedert (Abb. 6). Er bedeckt nur den distalen Rand der Gelenkkapsel. Unter dem Lig. collaterale fibulare wird seine Sehne frei, deren Fasern in Höhe des äußeren Meniscus in die Kapselwand einstrahlen (Abb. 13a). Je ein kräftiger Faserzug setzt am lateralen Epicondylus des Femur und an der Tibia an. Der Schleimbeutel unter der Sehne steht mit dem Gelenkraum in weit offener Verbindung.

*Innervation:* Ein Zweig des N. tibialis schlingt sich um den distalen Rand des Muskels und dringt in seine Unterseite ein.

<sup>1</sup> 18 verschiedene Tiere; Duvernoy, Huxley, Macalister, Chapman, Bischoff, Hartmann, Deniker, Roths Schuh, Symington, Hepburn, Sommer, van Westrienen, Frey, Pira, Raven (1950).



*Variabilität*<sup>1</sup>: Chapman und Rothschuh erwähnen den *M. popliteus* nicht. Es ist indessen nicht anzunehmen, daß er bei ihren Tieren gefehlt haben sollte, denn beide Autoren vermerken an anderer Stelle ausdrücklich, daß der *M. plantaris* nicht vorhanden war. Macalister fand in der Sehne ein Sesambein. Bei einem Tier setzten einige Muskelfasern als „Pars capsularis“ nicht an der Sehne, sondern direkt an der Gelenkkapsel an (van Westrienen). Vallois fand, daß sich der Ursprung des Muskels auch auf die Unterseite des *Lig. collaterale mediale* ausdehnte.

Die Innervation variiert offenbar nicht (Deniker, Eisler 1890, Hepburn, Sommer, Raven 1950).

Der *M. tibialis posterior* nimmt seinen Ursprung von der *Membrana interossea* (Abb. 6). Bei dem Tier C findet sich an dieser Stelle eine zylindrische Ausstülpung der Kapsel des oberen Tibio-Fibular-Gelenkes, die 15 mm lang und 3 mm breit ist.

Der *M. tibialis posterior* ist nach Art des *M. tibialis anterior* gefiedert. Seine Sehne entsteht im Innern des Muskelbauches und wird hinter dem *Malleolus medialis* frei. Sie inseriert bei allen drei Tieren an der *Tuberositas ossis navicularis*. Faserzüge gehen in die Bänder der Fußsohle über. Zwischen der Plantarfläche des Pfannenbandes und der Sehne liegt ein Schleimbeutel.

*Innervation*: Der *N. tibialis* entsendet nahe am Ursprung dieses Muskels einen Ast in dessen Oberseite.

*Variabilität*: Vom Ursprung dieses Muskels ist in der Literatur<sup>2</sup> nur eine Variante bekannt: Bei einem erwachsenen Weibchen (Sommer) entsprangen Muskelfasern von der tiefen Unterschenkel fascie. Faserzüge der Sehne schlossen sich regelmäßig den Bändern der Fußsohle an und überquerten die plantaren Flächen der *Cuneiformia*. In zwei Fällen wurden sie bis zu den Basen der *Metatarsalia* verfolgt (Macalister, Pira).

Die Innervation durch den *N. tibialis* ist bei Deniker, Eisler (1890), Hepburn, Sommer, Raven (1950) erwähnt.

### g) Lange Zehenbeuger

Beim Menschen besteht zwischen den Sehnen der *Mm. flexor hallucis longus* und *flexor digitorum longus* zumeist eine Verbindung. Nach M. E. Schulze entstammt die tiefe Beugesehne für die 1. Zehe überwiegend dem *M. flexor hallucis longus*. An der Sehne für die 2. Zehe sind beide Beuger gleichmäßig beteiligt. Der Anteil des *M. flexor digitorum longus* an der

<sup>1</sup> 11 verschiedene Tiere; Duvernoy, Macalister, Bischoff, Deniker, Hepburn, Sommer, van Westrienen, Vallois (1914), Pira, Raven (1950).

<sup>2</sup> 12 verschiedene Tiere; Duvernoy, Macalister, Chapman, Bischoff, Deniker, Rothschuh, Hepburn, Sommer, Pira, Straus, Raven (1950).



Beugesehne der 3. Zehe ist dreimal so stark wie der des *M. flexor hallucis longus*. Die Sehne der 4. Zehe enthält nur in etwa 10% der Fälle wenige Fasern und diejenige für die 5. Zehe niemals Anteile aus der Sehne des *M. flexor hallucis longus*.

Bei der überwiegenden Mehrzahl der nicht hominiden Primaten sind die Sehnen der langen Beuger noch enger miteinander verflochten als beim Menschen. Sommer, Glaesmer und andere haben deshalb die Bezeichnungen *M. flexor hallucis longus* und *M. flexor digitorum longus* durch *M. flexor fibularis* und *M. flexor tibialis* ersetzt. Diese Termini werden wir im folgenden auch gebrauchen.

Bei den Prosimiern und bei den Ceboidea (Glaesmer) nehmen die Anteile des *M. flexor tibialis* an den perforierenden Sehnen von medial nach lateral zu. Die Sehne des Hallux setzt sich aus Fasern von beiden Beugemuskeln, die Sehne der 5. Zehe alleine aus Fasern des *M. flexor tibialis* zusammen. Auch bei den Cercopithecoidea und bei *Hylobates*, *Pan* und *Gorilla* sind die Sehnen der beiden langen Beuger meist miteinander verbunden. Hier bildet der *M. flexor fibularis* bevorzugt die Sehnen der 1., 3. und 4. Zehe, der *M. flexor tibialis* diejenigen der 2. und 5. Zehe (Sommer, Glaesmer). In einigen Fällen sind die Sehnen vollständig getrennt. Bei *Pongo* ist die Verteilung die gleiche, nur fehlt immer die tiefe Beugesehne für den Hallux (Sommer zitiert 9 Autoren).

Der *M. flexor fibularis* entspringt von nahezu der ganzen Rückseite der Fibula und des Septum laterale. Distal des *M. tibialis posterior* geht sein Ursprung auch auf die Membrana interossea über (Abb. 6). Bei Tier B entspringt eine feine, zusätzliche Ursprungssehne zwischen *M. popliteus* und *M. flexor tibialis* an der Tibia.

Der *M. flexor fibularis* ist ähnlich gefiedert wie der oben beschriebene *M. tibialis anterior* (s. S. 471). Die Sehne beginnt im Innern des Muskels, bildet weiter distal seine Unterseite und wird in Höhe des Tuber calcanei frei. Vom Lig. laciniatum bis in die Mitte der Planta verläuft sie in einer Sehnenscheide.

Die Beugesehne des Hallux, die sich in Höhe der distalen Inter-tarsalgelenke absplattet, enthält bei den Tieren A und B etwa die Hälfte, bei Tier C etwa  $\frac{2}{5}$  der gesamten Faser-masse. Der Rest der hier flach ausgebreiteten Sehne vereinigt sich bei den Tieren A und C sowie am rechten Fuß von Tier B mit der Sehne des *M. flexor tibialis*, am linken Fuß von Tier B bildet er die perforierenden Sehnen der 3. und 4. Zehe (vgl. Tab. 4 und S. 481).

*Innervation:* Ein Ast des N. tibialis dringt im proximalen Viertel des Muskels von der Oberseite her ein.

*Variabilität* (s. Tab. 4): Bei einem Tier (Pira) begann der *M. flexor fibularis* nicht am Caput fibulae, sondern erst am Ende des ersten Fibuladrittels.

Bei je einem erwachsenen männlichen (Duvernoy) und weiblichen Tier (Sommer) waren die Fascien, die den *M. flexor fibularis* von den benachbarten Muskeln trennten, als *Septa intermuscularia* verstärkt und dienten ihm als zusätzliche Ursprungsflächen. In einem Fall (Bischoff) spaltete sich bereits der Muskelbauch in zwei Abschnitte, von denen einer die Sehne für die große Zehe lieferte, während sich der andere mit der Sehne des *M. flexor tibialis* verband.

Die Innervation erfolgte in allen Fällen aus dem *N. tibialis* (Deniker, Eisler 1890, Hepburn, Sommer, Raven 1950).

Das Ursprungsfeld des ***M. flexor tibialis*** an der *Facies dorsalis tibiae* wird nach proximal durch den *M. popliteus*, nach distal durch den *M. tibialis posterior* begrenzt. Weiter distal entspringt der Muskel von einer „Sehnenarkade“ (Braus), die einerseits unterhalb des lateralen Tibiacondylus, andererseits an der Membrana interossea ansetzt und den *M. tibialis posterior* überbrückt (Abb. 6). Der *M. flexor tibialis* verläuft bis zum Chiasma plantare in einem eigenen Fach des *Lig. laciniatum* zunächst medial, dann plantar von der Sehne des *M. flexor fibularis*. Er ist in der gleichen Weise gefiedert, wie der schon beschriebene *M. tibialis anterior* (s. S. 471), jedoch liegt die Sehne hier an der Unterseite des Muskels. Von der Oberseite dieser Sehne entspringt in der Planta der tiefe Kopf des *M. flexor digitorum brevis*. Die Sehnenoberfläche ist allein bei Tier A auf einem etwa 1 cm langen Abschnitt sichtbar, während bei den anderen Tieren die Muskelfasern des *M. flexor tibialis* und des tiefen Kopfes ineinander übergehen.

Die Sehnen der beiden langen Beuger spalten sich distal des Chiasma plantare in die tiefen Beugeschollen der lateralen Zehen (s. Tab. 4 und Abb. 9 und 10). Diese verlaufen gemeinsam mit den oberflächlichen Beugeschollen in starken Scheiden, die in Höhe der Capitula metatarsalium und jeweils an den Schäften der Phalangen besonders verstärkt sind.

*Innervation:* Der *M. flexor tibialis* wird durch einen Ast des *N. tibialis* innerviert, der nahe an dessen Ursprung in seine Oberseite eindringt.

*Variabilität* (cf. Tab. 4): Huxley und Hartmann fanden, ebenso wie Deniker (bei dem jungen Weibchen) eine nicht näher beschriebene Verbindung zwischen den beiden Sehnen. Aus den knappen Angaben von Hartmann geht nicht hervor, ob die mitgeteilten Befunde für alle drei Tiere in gleicher Weise zutreffen.

Die Anordnung der Sehnen beim Berggorilla (Straus) erinnert an die Verhältnisse, die bei den niederen Primaten, besonders bei den Prosimiae vorliegen (s. S. 480). Die Abbildungen zeigen den Hallux bei diesem Tier nicht abgespreizt wie bei allen anderen Gorillas, sondern parallel zu den übrigen Zehen gerichtet (vgl. S. 533 f.).

Tabelle 4

Individuum	Ge- schlecht des Tieres	Sehnenfasern des M. flexor fibularis erreichen die Zehen	Sehnenfasern des M. flexor tibialis erreichen die Zehen
A	♂	1 — 3 4 —	— 2 (3) (4) 5
B links }	♂	1 — 3 4 —	— 2 — — 5
B rechts }		1 (2) 3 4 —	— 2 (3) — 5
C	♂	1 2 3 4 —	— 2 (3) (4) 5
Duvernoy	♂	1 — 3 4 —	— 2 — — 5
Huxley	?	1 — 3 4 —	— 2 — — 5
Macalister	+	1 2 3 4 —	— 2 3 4 5
Chapman	+	1 (2) 3 4 —	— 2 3 — 5
Bischoff	+	1 (2) 3 4 (5)	— 2 — — 5
Hartmann	♂	1 — 3 4 —	— 2 — — 5
Hartmann	♂	1 — 3 4 —	— 2 — — 5
Hartmann	+	1 — 3 4 —	— 2 — — 5
Deniker	♀ (Fetus)	1 — 3 4 —	— 2 (3) (4) 5
Deniker	♀	1 — 3 4 5	— 2 (3) (4) 5
Rothschuh	?	1 2 3 4 —	— 2 3 — 5
Hepburn	♂	1 (2) (3) (4) (5)	— 2 3 4 5
Sommer	+	1 2 3 4 5	— 2 3 4 5
Pira	+	1 2 3 4 —	— (2) (3) (4) 5
Straus	+	(1) (2) 3 4 5	1 2 (3) (4) —
Raven (1950)	♂	1 2 3 4 —	— 2 3 — 5

## h) Muskeln der Planta pedis

Das die gesamte Fußsohle überziehende *Fettpolster* ist unter der Ferse und unter dem lateralen Fußrand besonders dick. (Bei den Tieren A und C erreicht es eine Stärke von 10 bis 15 mm.)

Die *Aponeurosis plantaris* ist aus einem fibularen und einem tibialen Anteil (*Aponeurosis fibularis* und *tibialis* im Sinne von Loth) zusammengesetzt (Abb. 5). Die sehr kräftige (bei Tier A bis 3 mm starke) *Aponeurosis fibularis* verbindet das Tuber calcanei mit der Plantarfläche des Cuboids und der Basis des Metatarsale V. Ein schwacher Faserzug geht vom Cuboid und der Tuberositas metatarsalis V zu den Grundgelenken der lateralen Zehen.

Die *Aponeurosis tibialis* verläuft vom Tuber calcanei fächerförmig zu den Capitula metatarsalium. Ihre Fasern setzen teilweise an den Scheiden für die Beugesehnen an, teilweise verlieren sie sich auch im Bindegewebe des Fettpolsters. Letzteres gilt besonders für den Faszikel, der zum Capitulum des ersten Metatarsale zieht. An der medialen Seite des Fußes schiebt sich ein Teil des Fett-

polsters unter die Aponeurose. In Höhe der Tarso-Metatarsal-Gelenke verläuft ein breiter Faserzug von der Unterseite der Plantarfascie zum medialen Fußrand. Er überkreuzt den *M. abductor hallucis* und geht in das *Lig. laciniatum* über.

Die Grundphalangen sind durch Interdigitalmembranen verbunden.

*Variabilität:* Die Plantaraponeurose wird zumeist nur beiläufig erwähnt (Duvernoy, Hepburn, Sommer, Pira, Raven 1950). Nur Rothschuh und besonders Straus geben etwas eingehendere Beschreibungen, mit denen die Befunde an den Tieren A, B und C vollständig übereinstimmen. Nach Loth ist die Plantaraponeurose bei den Pongiden mit Ausnahme des Schimpansen „stark reduziert“. Diese Behauptung steht in Widerspruch zu allen übrigen Literaturangaben.

Die Interdigitalmembranen sind bei allen Gorillas ausgebildet.

Der *M. flexor digitorum brevis* hat bei den nicht hominiden Primaten in der Regel eine andere Gestalt als beim Menschen (Glaesmer, Sawalischin).

Bei den Prosimiern entspringt der Hauptteil des Muskels (als *Caput profundum*) von der Sehne des *M. flexor tibialis*. Nur der Anteil, der die 2. Zehe beugt, geht von der Sehne des *M. plantaris* aus (*Caput superficiale*). Diese Sehne gewinnt bei den Ceboidea und Cercopithecoidea Anschluß an das *Tuber calcanei*, wodurch (nach Loth) die Plantaraponeurose entsteht. Damit entspringt auch das *Caput superficiale* vom *Calcaneus*. Gleichzeitig nimmt es an Masse zu und entsendet auch Sehnen zur 3. und gelegentlich zur 4. Zehe. Bei den Pongiden endlich entspringt das *Caput superficiale* hauptsächlich vom *Tuber calcanei* und nur noch zu einem geringen Teil von der Aponeurose. Sein Anteil an der Bildung der durchbohrten Sehnen wächst, während der des *Caput profundum* — verglichen mit den Verhältnissen bei den niederen Affen — abnimmt. Auch beim Menschen finden sich in seltenen Fällen zwei Köpfe des *M. flexor digitorum brevis*.

Das *Caput superficiale* entspringt beim Gorilla fleischig am *Tuber calcanei*. Nahe dem Ursprung ist der Muskel vollständig von den *Mm. abductores hallucis* und *digiti quinti* verdeckt, so daß nur wenige Fasern des *Caput superficiale* mit der Aponeurose in Verbindung stehen. Die Form des oberflächlichen Kopfes ist recht verschieden. Bei Tier A reichen seine Muskelfasern nahe an die *Capitula metatarsalium* heran und verlaufen nahezu parallel zueinander. Er bildet die oberflächlichen Beugeschnen der 2. und 3. Zehe (Abb. 8). Bei dem Tier B ist er kompliziert gefiedert und bildet die Sehnen für die 2., 3. und 4. Zehe (Abb. 8); die beiden lateralen Sehnen sind mit Muskelbündeln des *Caput profundum* verbunden (Abb. 10). Bei Tier C besteht der Muskelbauch aus zwei kompli-



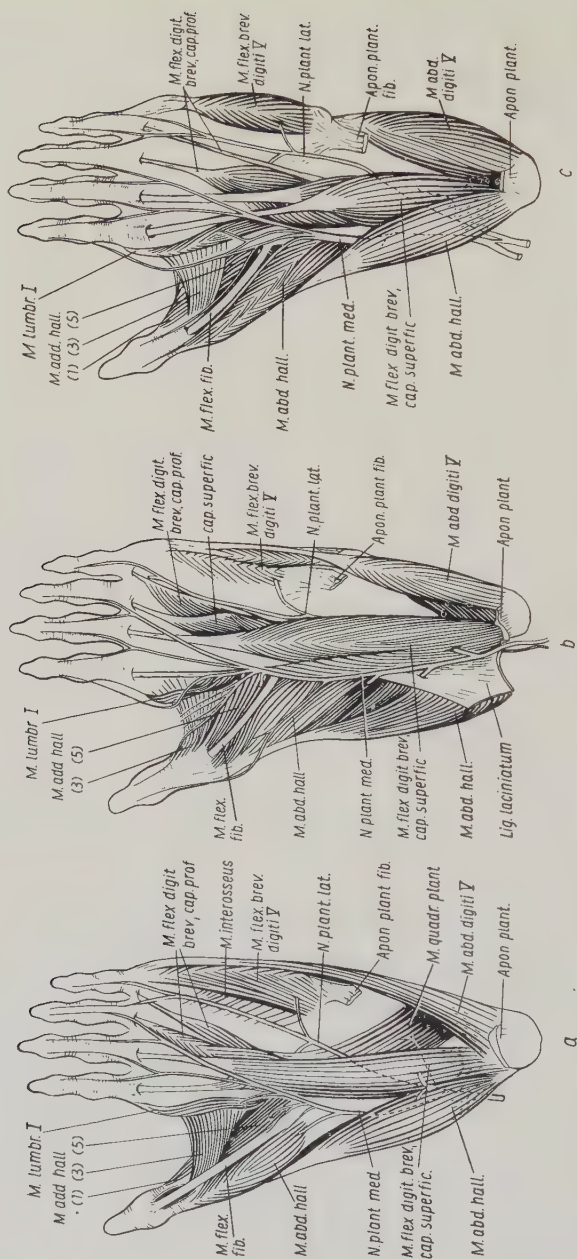


Abb. 8. Oberflächliche Muskelschicht der Fußsohle. a der abgestutzte Fuß, b der linke Fuß des jüngeren, c des älteren Tieres in gleicher Größe gezeichnet. Die Plantaraponeurosen sind entfernt. Die durch Muskeln verdeckten Abschnitte der Nerven sind gestrichelt wiedergegeben. Die Hautnerven sind zum Teil dargestellt. Bei b ist das Lig. laciniatum am Tub. calcanei abgelöst und seitwärts geklappt. Die eingeklammerten Ziffern bezeichnen die einzelnen Portionen des M. adductor hallucis (s. S. 493 f.)





ziert gefiederten Bündeln, die in Höhe der Tarso-Metatarsal-Gelenke in die Sehnen der 2. und 3. Zehe übergehen. Die zuletzt genannte Sehne vereinigt sich mit einem Muskelbündel des *Caput profundum* (Abb. 8 und 9). Die Muskelfasern des *Caput profundum* entspringen, wie schon erwähnt, auf der Sehne des *M. flexor tibialis*. Der kompliziert gefiederte Muskel bildet bei Tier A eine kräftige Sehne zur 4. und eine schwächere zur 5. Zehe (Abb. 9). Bei Tier B gehen aus zwei kräftigen Muskelbündeln Sehnen für die 3. und 4. Zehe hervor. Die Sehne für die 5. Zehe wird von einem kleinen Muskel gebildet, der von der Hauptmasse des *Caput profundum* weitgehend isoliert ist (Abb. 9). Bei Tier C entsendet der tiefe Kopf je eine Sehne zur 3. und 4. Zehe. Vom lateralen Rand des Muskels verläuft eine schlanke Sehne, an der keine Muskelfasern inserieren, zur 5. Zehe. Sie besteht überwiegend aus Sehnenfasern des *M. flexor tibialis* (Abb. 10).

*Innervation:* Der *M. flexor digitorum brevis* wird bei den Tieren A und B vom *N. plantaris medialis* versorgt. Der Nervenast dringt in die Oberseite des *Caput superficiale* ein (Abb. 8 und 9). Ein dünner Zweig durchsetzt den Muskel und teilt sich auf der Oberseite des *Caput profundum* auf. Bei Tier B dringt ein Ast des *N. plantaris lateralis* von der Unterseite her in das *Caput superficiale* (Abb. 8 und 9). Das *Caput profundum* wird aber auch hier von einem Zweig des *N. plantaris medialis* innerviert.

Bei Tier C bestand im Gegensatz zu den Tieren A und B in Höhe des Malleolus lateralis eine kräftige Anastomose zwischen den *Nn. plantares medialis* und *lateralis* (Abb. 8 u. 9).

*Variabilität* (cf. Tab. 5): Der Ursprung des *Caput superficiale* ist konstant, der des *Caput profundum* dagegen variabel. Macalister und Hepburn erwähnen den tiefen Kopf überhaupt nicht. Auch Chapman nennt ihn nicht, beschreibt aber einen Teil des *M. flexor tibialis*, der durchaus dem *Caput profundum* entspricht. Offenbar bestand hier keine sichtbare Grenze zwischen dem *M. flexor tibialis* und dem kurzen Beuger. Bei einem alten Männchen (Duvernoy) entsprang der ungewöhnlich schwache tiefe Kopf an der Gabelung der Sehne des *M. flexor tibialis* (vgl. Tab. 4). Er bildet hier nur eine Sehne zur 4. Zehe. Die oberflächliche Sehne der 5. Zehe war bei dem gleichen Tier der Länge nach gespalten. Sie entsprang, ebenso wie bei Tier C und möglicherweise auch bei einem weiblichen Tier (Chapman), ohne Muskelfasern direkt von der Sehne des *M. flexor tibialis*. Diese Sehne der 5. Zehe wird nicht in allen Fällen perforiert, sondern sie setzt oft nur auf einer Seite der tiefen Beugesehne an. Bei vier Tieren fehlte sie vollständig (Tab. 5).

Beim Berggorilla (Straus) setzte ein Teil der *Tendo perforata* der 2. Zehe an der medio-plantaren Seite des *Capitulum metatarsalis* und an der Kapsel des Gelenkes an.

Die Innervation erfolgte in der Mehrzahl der Fälle durch den N. plantaris medialis (Hepburn, Sommer, Sawalischin, Straus, Raven 1950). Nach Deniker war die Innervation „wie beim Menschen“.

Tabelle 5

Individuum	Ge- schlecht des Tieres	Caput superficiale	Caput profundum	M. quadra- tus plantae
A	♂	2 3 —	— 4 5	vorhanden
B	♂	2 3 4	3 4 5	—
C	♂	2 3 —	3 4 5(?)	—
Duvernoy	♂	2 3 —	— 4 5(?)	—
Macalister	♀	2 3 4	nicht erwähnt	vorhanden
Chapman	♀	2 3 —	— 4 5	—
Huxley	?	2 3 —	— 4 5	vorhanden
Bischoff	♀	2 3 —	— 4 5	—
Hartmann	♂	2 3 —	— 4 5	unsicher
Hartmann	♂	2 3 —	— 4 5	unsicher
Hartmann	♀	2 3 —	— 4 5	unsicher
Deniker	♀(Fetus)	2 3 —	— 4 —	—
Deniker	♀	2 3 —	— 4 5(?)	—
Rothschuh	?	2 3 —	3 4 —	—
Hepburn	♂	2 3 4	nicht erwähnt	vorhanden
Sommer	♀	2 3 —	— 4 5	—
Sawalischin	?	2 3 —	3 4 —	—
Sawalischin	?	2 3 —	3 4 5	—
Pira	♀	2 3 —	— 4 5	—
Straus	♀	2 3 (4)	3 4 —	—
Raven (1936)	?	2 3 4(?)	— 4 5	—
Raven (1950)	♂	2 3 (4)	— 4 5	vorhanden

Bei einem Tier (Eisler 1890) versorgte der N. plantaris lateralis den Teil des Muskels, der die Sehne für die 2. Zehe abgibt. Der Rest wurde aber vom N. plantaris medialis innerviert. Der Autor beschreibt den Muskel selbst nicht näher, deshalb kann nicht geklärt werden, ob der erste Teil mit dem Caput superficiale identisch ist.

Der **M. quadratus plantae** ist nur bei Tier A vorhanden. Er besteht aus einer dünnen Platte von Muskelfasern, die die plantolaterale Fläche des Calcaneus mit der Sehne des M. flexor tibialis verbindet (Abb. 8 und 9). Unmittelbar distal der Insertion des M. quadratus plantae spaltet sich die tiefe Beugesehne zur 5. Zehe ab.

*Innervation:* Der Muskel wird durch einen feinen Zweig des N. plantaris lateralis innerviert.

*Variabilität:* Der *M. quadratus plantae* fehlt bei den Prosimiern, bei den Ceboidea ist er zumeist, bei den Cercopithecoidea stets vorhanden. Bei *Hyllobates* dagegen fehlt er immer, bei den Pongiden meist. Auch beim Menschen ist er nicht immer ausgebildet (Glaesmer, Sawalischin, Ribbing, letzterer zitiert nach Pira). Beim Gorilla (cf. Tab. 5) war der *M. quadratus plantae* zumeist recht schwach ausgebildet. Lediglich Huxley vermerkte, er sei „gut entwickelt“. Die zwei Individuen, denen das *Caput profundum* fehlte, besaßen einen *M. quadratus plantae*. Diese Wechselbeziehung (vgl. Tab. 7, S. 497) erinnert an die Tatsache, daß bei den Lemuroidea, Hylobatiden sowie bei *Pongo* und *Pan* ebenfalls ein *Caput profundum m. flexoris digitorum brevis* ausgebildet ist, während der *M. quadratus plantae* fehlt. Beim Menschen sind die Verhältnisse umgekehrt: der zuletzt genannte Muskel ist vorhanden, der erstere fehlt. Nur bei den Ceboidea und Cercopithecoidea treten regelmäßig sowohl das *Caput profundum* als auch der *M. quadratus plantae* auf.

Die Innervation des Muskels erfolgt beim Gorilla offenbar regelmäßig aus dem *N. plantaris lateralis* (Hepburn, Raven 1950).

Die *Mm. lumbricales* entspringen von den tiefen Beugesehnen und inserieren in der Mitte der Grundphalangen an den Dorsalaponeurosen (Abb. 10).

Der parallelfaserige 1. *M. lumbricalis* entspringt bei allen Tieren an der Medialseite der perforierenden Sehne für die 2. Zehe. Die drei anderen nehmen ihren Ursprung jeweils aus dem Winkel zwischen zwei benachbarten tiefen Beugesehnen. Sie haben meist zwei Köpfe und sind ähnlich gefiedert wie der *M. tibialis anterior* (Abb. 10, vgl. S. 471). Bei dem kleinsten Tier (B) sind sie relativ schwerer als bei Tier C und besonders A (s. Tab. 7).

*Innervation:* Ein Ast des *N. plantaris medialis* dringt in die Oberseite des *M. lumbricalis* Nr. 1 ein. Die Muskeln Nr. 2, 3 und 4 werden aus dem *R. profundus* des *N. plantaris lateralis* innerviert. Die Nerven Zweige dringen im distalen Viertel der Muskeln in deren Unterseiten ein.

*Variabilität*<sup>1</sup>: Der Verlauf der *Mm. lumbricales* ist im allgemeinen konstant, allein Huxley fand nur zwei der kleinen Muskeln. Ihre Größe schwankt offenbar, jedoch fehlen präzise Angaben. Bei dem Berggorilla waren sie „sehr stark“ (Straus).

Die Innervation variiert. Bei zwei Tieren (Hepburn, Raven 1950) wurde der *M. lumbricalis* Nr. 1 aus dem *N. plantaris medialis*, die drei übrigen aus dem *R. profundus* des *N. plantaris lateralis* versorgt. Bei einem Tier (Eisler 1890) wurden die Muskeln Nr. 1 und 2 aus dem *N. plantaris medialis*, die beiden anderen aus dem *N. plantaris lateralis* (*R. profundus*) innerviert. Deniker und Sommer bemerken nur, die *Mm. lumbricales* seien

<sup>1</sup> 16 verschiedene Tiere; Duvernoy, Huxley, Macalister, Bischoff, Hartmann, Deniker, Rothsuh, Eisler (1890), Hepburn, Sommer, Pira, Straus, Raven (1950).

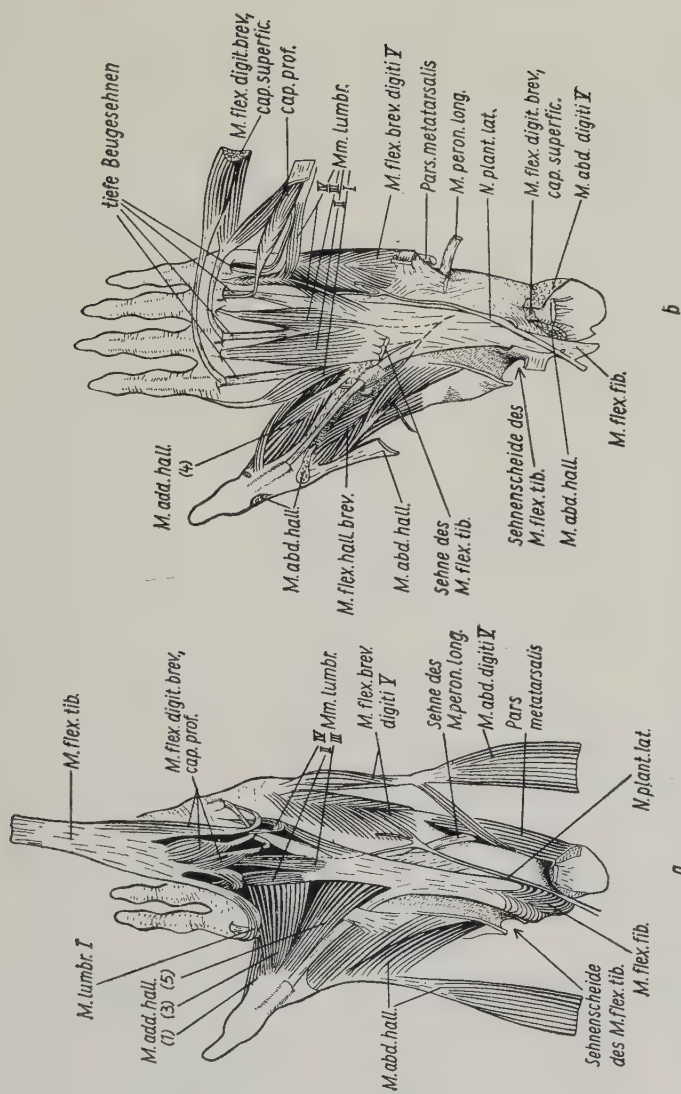


Abb. 10. Dritte Muskelschicht der Fußsohle nach Entfernung der Sehnen des M. flexor tibialis. Der linke Fuß a des jüngeren, b des älteren Tieres auf gleiche Größe gebracht. Bei b sind die Mm. abductor und adductor hallucis weiter abgetragen, die Pars metatarsalis ist entfernt. Die verdeckten Abschnitte der Nerven sind gestrichelt, die eingeklammerten Ziffern bezeichnen die Portionen des M. adductor hallucis (s. S. 493 f.)



„wie beim Menschen“ ausgebildet. Beim Menschen kann indessen der 2. M. lumbricalis sowohl aus dem medialen als auch aus dem lateralen Nerven versorgt werden. Bei dem Berggorilla (Straus) innervierte der N. plantaris medialis die Muskeln Nr. 1, 2 und 3, der N. plantaris lateralis nur den Muskel Nr. 4.

Der **M. abductor digiti quinti** entspringt von der lateralen Seite des Tuber calcanei. Einige Muskelfasern sind mit der Unterseite der Aponeurose verbunden. Der kompliziert gefiederte Muskel geht in Höhe der Tuberositas ossis metatarsalis V in eine starke Sehne über, die an der Basis der Grundphalanx inseriert (Abb. 8, 9 und 10). Bindegewebsfasern, die eine Verbindung zwischen Aponeurosis fibularis (s. S. 482) und der Sehne des M. peroneus brevis herstellen, bilden ein Lig. annulare, das die Sehne an der Plantarfläche der Basis des Metatarsale V fixiert. Bei Tier C liegt hier ein Schleimbeutel (Abb. 9). In Höhe des Mittelfußes ist die Sehne immer mehr oder weniger von Muskelfasern des M. flexor brevis digiti V verdeckt. Die Insertion liegt weit lateral an der Plantarfläche der Gelenkkapsel.

Der obere Abschnitt dieses Muskels inseriert als „M. abductor metatarsalis V“ an der Tuberositas des 5. Metatarsale (Abb. 3, 4a und 9). Dieser ebenfalls kompliziert gefiederte Abschnitt ist fleischig (Tier A und Tier B) oder bindegewebig (Tier C) mit dem M. abductor digiti V verbunden, deshalb wäre die Bezeichnung „Pars metatarsalis“ zutreffender. Ihr oberer Rand ist mit der Unterschenkel fascia verwachsen (Abb. 3, 4a und 10).

*Innervation:* Beide Anteile des Muskels werden gemeinsam von einem Ast des N. plantaris lateralis innerviert. Der Nerv dringt nahe am Ursprung in die mediale Seite des M. abductor digiti V ein (Abb. 9).

*Variabilität*<sup>1</sup>: Der Verlauf des M. abductor digiti V ist konstant. Bei einem Tier (Raven) hatte die Sehne eine zusätzliche Insertion an der Dorsalaponeurose der 5. Zehe, bei einem anderen (Duvernoy) war die Sehne bis in die Nähe des Ansatzes von Muskelfasern begleitet.

Die Pars metatarsalis wurde von Macalister, Chapman, Bischoff, Deniker und Sommer nicht erwähnt. Alle übrigen Autoren haben sie beschrieben.

Die Innervation erfolgt regelmäßig aus dem N. plantaris lateralis (Deniker, Eisler 1890, Hepburn, Sommer, Straus, Raven 1950).

<sup>1</sup> 12 verschiedene Tiere; Duvernoy, Macalister, Chapman, Bischoff, Deniker, Rothsuh, Hepburn, Sommer, Pira, Straus, Raven (1950).

Der **M. flexor brevis digiti V** ist flach ausgebreitet. Sein Ursprung an der Plantarfläche der Tuberositas ossis metatarsalis V dehnt sich distalwärts auf die Fascien der Mm. interossei und (besonders bei Tier A) nach proximal auf die Bänder der Fußsohle aus (Abb. 8, 9 und 10). Der Muskel ist kompliziert gefiedert und inseriert ohne Sehne sowohl an der Plantarfläche der Kapsel des Metatarso-Phalangeal-Gelenkes („Flexor“) als auch am Schaft des Metatarsale („Opponens“). Bei Tier B ist der Opponensanteil kräftiger als der Flexoranteil, bei Tier C ist er dagegen kleiner, und bei Tier A setzen nur wenige Fasern am Metatarsale an. Bei allen Tieren bedecken Fasern des M. flexor brevis die Sehne des M. abductor. Sie bilden bei Tier B sogar einen winzigen, spindelförmigen Muskel, der auf der Sehne entspringt und auch wieder auf ihr inseriert (Abb. 8, 9 und 10).

*Innervation:* Ein Zweig des N. plantaris lateralis dringt in die Oberseite des kurzen Beugers ein.

*Variabilität<sup>1</sup>:* Die Insertion des M. flexor brevis digiti quinti variiert. Bei einem Männchen (Hepburn) war der Opponensanteil stärker als der eigentliche Flexor. Bei einem Weibchen (Sommer) bildete der Opponensanteil eine Sehne aus. Deniker ist der Meinung, man solle den ganzen Muskel als Opponens und nicht als Flexor brevis bezeichnen. Dagegen erwähnen mehrere Autoren einen M. opponens digiti V überhaupt nicht (Duvernoy, Hartmann, Macalister, Chapman, Straus).

Soweit bekannt, ist die Innervation konstant (Deniker, Eisler 1890, Hepburn, Sommer, Straus, Raven 1950).

Die doppelt gefiederten **Mm. interossei** (insgesamt sieben) entspringen von beiden Seiten der lateralen Metatarsalia. Jeder Muskel hat einen dorsalen und einen, zumeist ausgedehnteren, plantaren Ursprungsteil. Von dorsal gesehen, erscheinen vier Muskeln zweiköpfig. Die Mm. interossei inserieren an beiden Seiten der Kapseln der Grundgelenke, und ihre Endsehnen sind mit den Ligg. collateralia verwachsen.

Am rechten Fuß von Tier B spaltet sich vom lateralen M. interosseus der 2. Zehe weit distal ein schwaches Muskelfaserbündel ab, das an der plantaren Fläche der Gelenkkapsel inseriert.

*Innervation:* Die Mm. interossei werden aus dem R. profundus des N. plantaris lateralis innerviert (Abb. 11).

<sup>1</sup> 18 verschiedene Tiere; Duvernoy, Macalister, Chapman, Bischoff, Hartmann, Deniker, Roths Schuh, Eisler (1890), Hepburn, Sommer, Pira, Hafferl, Straus, Raven (1936, 1950).

*Variabilität*<sup>1</sup>: Bei den Tieren A, B und C bedeckt der Ursprung des Muskels, der medial an der 3. Zehe ansetzt, einen größeren Anteil der Dorsalfäche des Metatarsale II als derjenige des Muskels, der lateral an der 3. Zehe inseriert. Das bedeutet, daß alle (vier) „dorsalen“ Mm. interossei von der 3. Zehe abduzieren, die (drei) plantaren aber zur 3. Zehe adduzieren. Bei fünf Tieren waren die Muskeln ebenso angeordnet (Duvernoy, Macalister, Straus — 1 Flachlandgorilla —, Hafferl, Raven 1950). Diese Anordnung ist auch an der Hand des Menschen besonders häufig anzutreffen. In zehn Fällen ist der dorsale Ursprungsteil des Muskels, der lateral an der 2. Zehe ansetzt, größer als der des Muskels, der medial an der 3. Zehe inseriert (Bischoff, Deniker — 2 Tiere —, Symington, Hepburn, Rothsuh, Pira, Straus — 2 Berggorillas —, Raven 1936). Hier abduzieren die „dorsalen“ Mm. interossei vom 3. Strahl. Bei einem Tier (Huxley) waren die dorsalen Ursprungsfelder der beiden fraglichen Muskeln gleich groß, so daß kein „dorsaler“ und „plantarer“ M. interosseus unterschieden werden konnte. Sommer vermerkt nur, daß die Mm. interossei des Gorilla „wie beim Menschen“ beschaffen seien. Am Fuß des Menschen kommen beide Anordnungen vor, die letztere jedoch wesentlich häufiger. An den Füßen von zwei Berggorillas (Straus) hatte der mediale M. interosseus des 2. Strahles eine zusätzliche Insertion an der Kapsel des Grundgelenkes (ähnlich wie bei Tier B, s. S. 491). Die Mm. interossei werden in allen Fällen aus dem R. profundus des N. plantaris lateralis innerviert (Deniker, Eisler 1890, Hepburn, Sommer, Straus, Raven 1950).

### i) Muskeln des Großzehenballens

An dem beweglichen Hallux des Gorillas setzt eine viel stärkere Muskulatur an (vgl. Tab. 7) als an der fest in die Fußwölbung eingebauten großen Zehe des Menschen. Diese Muskulatur ist nicht aus deutlich gegeneinander abgegrenzten Muskelindividuen zusammengesetzt. Sie besteht vielmehr aus Faserbündeln von verschiedenem Verlauf, die mehr oder weniger eng miteinander verbunden sind und einander funktionell in komplizierter Weise ergänzen (vgl. S. 522). Die Anordnung der Faserbündel variiert in Einzelheiten. Ebenso wie beim Menschen kann man drei Hauptgruppen unterscheiden:

1. Der **M. abductor hallucis** setzt sich aus zwei Teilen zusammen. Der proximale Abschnitt entspringt an der medialen Fläche des Tuber calcanei, von der Oberseite des Lig. laciniatum und auch von der Unterseite der Aponeurose. Der parallelfaserige, spindelförmige Muskel bildet eine starke Sehne (Abb. 8 und 9), die medial am Metatarso-Phalangeal-Gelenk ansetzt.

<sup>1</sup> 17 verschiedene Tiere; Duvernoy, Huxley, Macalister, Bischoff, Deniker, Rothsuh, Symington, Hepburn, Sommer, Pira, Straus — 3 Tiere —, Raven (1936, 1950), Hafferl.

Der distale Abschnitt des Muskels wird als ein tibialer Kopf des *M. flexor hallucis brevis* angesehen (s. S. 495). Er entspringt am *Sustentaculum talare*, *Naviculare* und *Cuneiforme I*, medial von den Scheiden der langen Beugesehnen. Seine Fasern verlaufen zum größten Teil parallel zueinander und setzen von lateral her an der Sehne des proximalen Abschnittes an, so daß sie wie ein einfach gefiederter Muskel wirken (Abb. 6, 8, 9 und 10). Ein kleiner Teil der Fasern inseriert fleischig neben der Sehne an der Gelenkkapsel (Abb. 8 und 9). Bei Tier C reicht ein Ausläufer bis zur Nagelphalanx (Abb. 8c).

*Innervation*: Die beiden Abschnitte werden von verschiedenen Zweigen des *N. plantaris medialis* innerviert, die nahe am Ursprung von der lateralen Seite her eindringen (Abb. 8 und 9).

*Variabilität*: Wie schon erwähnt, betrachten die meisten Autoren<sup>1</sup> den distalen Abschnitt als tibialen Kopf des *M. flexor hallucis brevis*. Er kann mehr oder weniger vollständig mit der Sehne des *M. abductor hallucis* verschmolzen sein (s. S. 496).

Bei einem alten Männchen (Raven 1950) bildete der Muskel drei Endsehnen, die am Schaft des *Metatarsale*, *Capitulum metatarsalis* und an der Nagelphalanx endeten. Die mittlere Sehne war bei weitem die stärkste, die Sehne zur Endphalanx entspricht dem Muskelbündel, das bei Tier C ebenfalls die Nagelphalanx erreichte.

Die Innervation aus dem *N. plantaris medialis* ist konstant (Deniker, Eisler 1890, Hepburn, Sommer, Straus, Raven 1950).

2. Der ***M. adductor hallucis*** besteht aus zwei Gruppen von Muskelbündeln, die ausnahmslos fleischig inserieren (*Caput transversum* und *Caput obliquum*).

Bei allen Tieren wird das *Caput transversum* von drei Bündeln gebildet, die ich der Kürze halber als Nr. 1, 2 und 3 bezeichnen möchte. Bündel Nr. 1 entspringt am Metatarso-Phalangeal-Gelenk des 2. Strahles und teilweise auf der Fascie des ersten *M. interosseus*. Es inseriert am Schaft der ersten Grundphalanx. Einige Fasern erreichen die Nagelphalanx (Abb. 6). Das Bündel Nr. 2 entspringt gemeinsam mit Nr. 1, inseriert jedoch am Kopf des 1. *Metatarsale* (Abb. 6). Bündel Nr. 3 entspringt mit einer platten Sehne vom ganzen Schaft des 4. *Metatarsale*. Es empfängt zusätzliche Ursprungsbündel von den *Capitula* der *Metatarsalia II* und *III*. Seine

<sup>1</sup> 18 verschiedene Tiere; s. Fußnote auf S. 491.



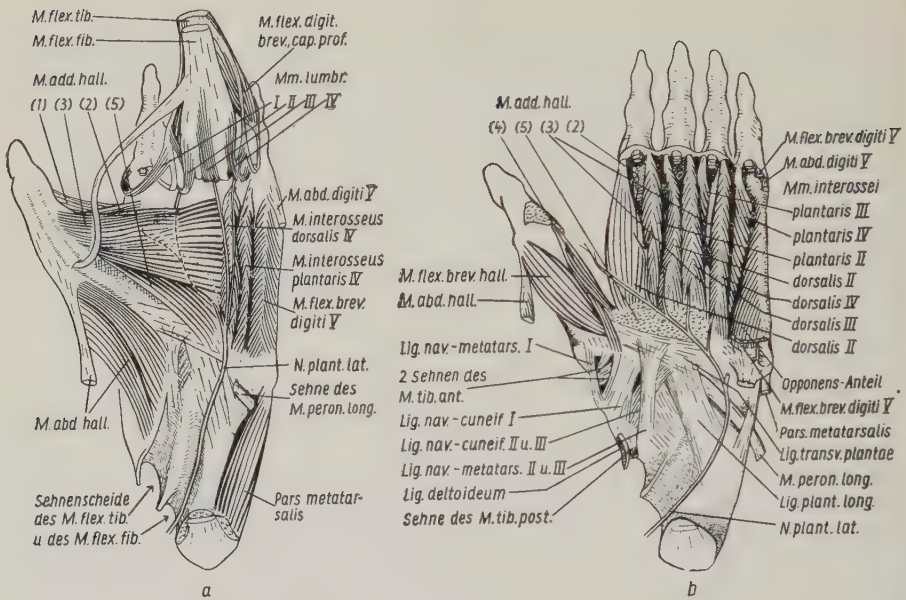


Abb. 11. Die tiefsten Muskelschichten der Fußsohle nach Entfernung des *M. flexor fibularis*. Die linken Füße a des jüngeren, b des älteren Tieres auf gleiche Größe gebracht. Bei a sind der *M. adductor hallucis* und die Innervation der *Mm. lumbricales* dargestellt. Der R. muscularis des *M. lumbricalis* II verläuft unter dem *M. adductor hallucis* und gibt einen Zweig an diesen Muskel ab (gestrichelte Linie). Der Verlauf des R. profundus des *N. plantaris lateralis* ist durch die punktierte Linie angedeutet.

Bei b sind die Bänder der Fußwurzel, der *M. flexor brevis hallucis* im engeren Sinne und die *Mm. interossei* dargestellt. Es ist nur der R. profundus des *N. plantaris lateralis* erhalten. Ein Vergleich mit Abb. 10 zeigt den komplizierten Aufbau des *M. adductor hallucis*. Die eingeklammerten Ziffern bezeichnen die einzelnen Portionen des *M. adductor hallucis*. Nähere Erklärung s. S. 493 f.

Insertion liegt auf der Kapsel des Metatarso-Phalangeal-Gelenkes (Abb. 8 und 9).

Das *Caput obliquum* besteht aus zwei Bündeln (Nr. 4 und Nr. 5). Das Bündel Nr. 4 entspringt von der Basis des Metatarsale II und inseriert an der Gelenkkapsel (Abb. 10 und 11). Es wird teilweise vom Bündel Nr. 5 verdeckt, das von der Basis des 2., 3. und 4. Metatarsale entspringt und unmittelbar distal von Nr. 4 inseriert (Abb. 9, 10 und 11).

*Innervation*: Der *M. adductor hallucis* wird vom Ramus profundus des *N. plantaris lateralis* versorgt, der in diesem Muskel endet (Abb. 11). Eine Ausnahme bildet das Bündel Nr. 4, das vom *N. plantaris medialis* innerviert wird. Es handelt sich hier wahrscheinlich ebenfalls um einen Teil des *M. flexor brevis*, der sich dem Adductor angeschlossen hat.



*Variabilität*<sup>1</sup>: Die meisten Beschreibungen des *M. adductor hallucis* sind nicht sehr ausführlich, und nur wenige davon werden durch Abbildungen ergänzt. Aus den seltenen genaueren Beschreibungen ist zu entnehmen, daß die oben wiedergegebenen Befunde den Regelfall darstellen. In fünf Arbeiten werden die drei Bündel des *Caput transversum* erwähnt oder abgebildet (Duvernoy, Rothschuh, Morton, Straus, Raven 1950).

Das Muskelbündel Nr. 4 (s. S. 494) wird von Duvernoy, Hafferl und Raven (1950) hervorgehoben, weil es gesondert vom *Caput obliquum* entspringt, aber mit ihm gemeinsam inseriert. Auch bei Raven (1936) ist es in der typischen Form abgebildet. Eisler (1890) und Straus fanden einen Teil des *Caput obliquum* — eben das Bündel Nr. 4 — vom *N. plantaris medialis* innerviert.

Darüber hinaus fehlen ins einzelne gehende Angaben.

Mehrere Autoren haben am *M. adductor hallucis* kein *Caput transversum* und *Caput obliquum* unterschieden (Macalister, Deniker, Sommer, Pira).

Der Ursprung des Muskels reicht in den meisten Fällen bis zum 4., bei einem Männchen (Hepburn) und bei einem Weibchen (Sommer) jedoch nur bis zum 3. Metatarsale. Bei einem weiblichen Tier (Bischoff) dehnte er sich über alle vier lateralen Mittelfußknochen aus. Duvernoy fand in der Sehne des *Caput obliquum* ein Sesambein. Bei dem Berggorilla (Straus) war der Ursprung des auffallend schwach ausgebildeten *Caput transversum* auf die *Capitula* der Metatarsalia beschränkt und dehnte sich nicht auf deren Schäfte aus.

Die Insertion erstreckt sich manchmal bis zur Endphalanx (Duvernoy, Rothschuh, Hafferl, Raven 1950).

Die Innervation erfolgt in der Regel durch den *N. plantaris lateralis* (Deniker, Eisler 1890, Hepburn, Sommer, Straus, Raven 1950).

3. Sowohl dem *M. adductor* als auch dem *M. abductor hallucis* sind Faserbündel angeschlossen, die gesondert innerviert werden (s. S. 493 und S. 494). Nach einer weitverbreiteten Anschauung waren diese Faserbündel ursprünglich Teile des *M. flexor hallucis brevis*, die sich in Anpassung an ihre Funktion verlagert haben. Bei den Tieren A, B und C bleibt ein Rest dieses Muskels erhalten, der vom Cuneiforme I und vom Metatarsale I entspringt. Er setzt zum Teil an der Basis der Grundphalanx und (als *M. opponens*) am Metatarsale an (Abb. 10, 11 und 14).

*Innervation*: Der *N. plantaris medialis* innerviert den *M. flexor hallucis* mit mehreren Zweigen.

<sup>1</sup> 19 verschiedene Tiere; Duvernoy, Huxley, Macalister, Chapman, Bischoff, Hartmann, Deniker, Rothschuh, Eisler (1890), Hepburn, Sommer, Pira, Hafferl, Straus, Raven (1936, 1950).

*Variabilität*<sup>1</sup>: Bei einem jungen (Pira) und einem erwachsenen Tier (Sommer) hatte sich der *M. flexor brevis* vollständig dem *M. abductor* angeschlossen, so daß ein eigentlicher Beuger fehlte. In allen übrigen Fällen verliefen die Faserbündel ebenso wie bei den Tieren A, B und C.

Bei dem Fetus (Deniker) entspringt ein zusätzlicher „Beuger“ des Hallux zwischen den Ursprüngen des *Caput tibiale*, des *M. flexor brevis* und des *M. abductor hallucis*. Er inserierte mit einer langen Sehne an der Grundphalanx. Ein analoges Bündel schloß sich bei dem jungen Weibchen (ebenfalls Deniker) dem kurzen Beuger an. Der Autor hält dieses Muskelbündel für einen Muskel, der dem kurzen Beuger der lateralen Zehen homolog ist. Diese Auffassung unterstützt auch Sawalischin. Die Abbildung, die Deniker seiner Arbeit beigab, zeigt jedoch, daß dieser Muskel dorsal von dem *M. abductor* lag. Diese Tatsache sowie die Bemerkung, daß ein entsprechendes Bündel bei dem älteren Tier eine Verbindung zum *M. flexor brevis* hatte, machen es wahrscheinlicher, daß es sich hier um eine Längsspaltung des *M. abductor hallucis* handelte.

Der *M. flexor hallucis brevis* wird, soweit bekannt, stets aus dem *N. plantaris medialis* innerviert (Deniker, Eisler 1890, Hepburn, Straus, Raven 1950).

### k) Muskelgewichte

Eine gründliche biomechanische Analyse der Beinmuskulatur des Gorillas ist zur Zeit unmöglich, weil hierfür noch alle wichtigen Grundlagen fehlen. Eine dieser Voraussetzungen ist zweifellos die Kenntnis der relativen Leistungsfähigkeit der einzelnen Muskeln. Diese „Leistungsfähigkeit“ ist zwar nicht direkt meßbar, sie steht aber in engem Zusammenhang mit der Muskelmasse, die durch Wiegen ohne weiteres zu bestimmen ist.

Die Leistungsfähigkeit soll hier definiert werden als die *Arbeit*, die ein Muskel theoretisch bei maximaler Kontraktion leisten kann. Arbeit ist das Produkt aus Kraft mal Weg. Die Kraft eines Muskels ist abhängig von seinem physiologischen Querschnitt; der Weg entspricht der Hubhöhe des Muskels, und diese hängt wieder von der Fiederung und der Länge seiner Fasern ab. Infolgedessen ist die Arbeit eine Funktion der Fiederung und des Volumens (und damit der Masse des Muskels). Da jedoch die genaue Analyse der Fiederung erhebliche Schwierigkeiten bereitet, wurde hierauf zunächst verzichtet und ein Weg gesucht, wenigstens das Volumen (die Masse) möglichst genau zu ermitteln. Bei der Diskussion dieser Messungen wird allerdings zu berücksichtigen sein, daß die maximale Muskelarbeit allein aus der Masse nicht zu erschließen ist.

<sup>1</sup> 18 verschiedene Tiere; Duvernoy, Macalister, Chapman, Bischoff, Hartmann, Deniker, Rothsuh, Eisler (1890), Hepburn, Sommer, Pira, Straus, Hafferl, Raven (1936, 1950).

Um die zahlreichen erheblichen Fehlerquellen bei der Volumenbestimmung zu umgehen, wurden als Äquivalent für die Masse die Muskelgewichte bestimmt, wobei ein gleiches spezifisches Gewicht des Muskelgewebes vorausgesetzt wird. Das Gewicht eines Muskels schwankt je nach der Art des Fixationsmittels und nach dem Flüssigkeitsgehalt. Deshalb wurden die sauber präparierten und von den Sehnen befreiten Muskeln im Wärmeschrank (bei 110 °C) bis zur Gewichtskonstanz (24 h) getrocknet und im Abstand von 24 h zweimal gewogen. Die Differenz der beiden Wägungen betrug meist nicht mehr als 2 % und in keinem Falle mehr als 5 %. Wiederholte Stichproben zeigten, daß die Gewichte innerhalb der angegebenen Grenzen etwa eine Woche konstant blieben. Die Mittelwerte der beiden Wägungen sind in den Tabellen 6 und 7 zusammengestellt.

Wegen der unterschiedlichen Größe der Tiere sind die so gewonnenen Zahlen nicht direkt vergleichbar. Das Gewicht jedes einzelnen Muskels wurde daher in Prozent des Gesamtgewichtes der Beinmuskulatur des betreffenden Tieres ausgedrückt (s. Sp. 3 und 4 der Tab. 6). Für die Fußmuskeln wurde das Gesamtgewicht der Fußmuskulatur als Bezugsgrundlage gewählt. Dadurch sind die Vergleichszahlen größer, und es konnte auch der abgesetzte Fuß des Tieres A berücksichtigt werden (s. Sp. 4, 5 und 6 der Tab. 7). Als Gesamtgewicht kann nur die Summe der Gewichte derjenigen Muskeln eingesetzt werden, die bei allen Tieren präpariert worden sind. Deshalb wurden die *Mm. iliopsoas*, *piriformis* und *obturatorius internus*, die nur bei Tier C präpariert wurden, nicht einbezogen.

Die Fußmuskeln sind nicht nur in ihrer Form (vgl. Abb. 8 und 9), sondern auch in ihrer Masse offenbar besonders variabel. Ein Vergleich der Gewichte des *Caput profundum m. flexoris digitorum brevis* bei allen drei Tieren zeigt, daß dieser Muskel gerade bei dem Tier A besonders schwach entwickelt ist, das einen *M. quadratus plantae* besitzt. Diese Tatsache erinnert an die Wechselbeziehung, die auch bei einigen anderen Tieren zwischen diesen beiden Muskeln zu bestehen scheint (vgl. S. 488).

Tabelle 6

Muskel	Trockengewichte, Mittelwerte aus 2 Wägungen, in Gramm		% vom Gesamt- gewicht der Bein- muskulatur	
	B	C	B	C
<i>M. psoas maior</i>	—	8,237	—	—
<i>psoas minor</i>	—	0,748	—	—
<i>iliacus</i>	—	21,338	—	—
<i>piriformis</i>	—	1,395	—	—
<i>glutaeus superficialis</i>	2,007	27,055	8,22	9,56
<i>tensor fasciae latae</i>	0,183	1,355	0,75	0,48
<i>glutaeus medius</i>	2,092	28,090	8,57	9,93
<i>glutaeus minimus</i>	0,175	1,715	0,72	0,61

Tabelle 6 (Fortsetzung)

Muskel	Trockengewichte, Mittelwerte aus 2 Wägungen, in Gramm		% vom Gesamt- gewicht der Bein- muskulatur	
	B	C	B	C
Pars scansorica	0,235	4,695	0,96	1,66
M. obturatorius internus	—	2,945	—	—
quadratus femoris	0,140	1,302	0,57	0,46
obturatorius externus	0,353	3,415	1,45	1,21
adductor magnus, Cap. long.	1,362	18,320	5,58	6,48
adductor magnus, Cap. breve	1,040	12,225	4,26	4,32
adductor minimus	0,545	6,003	2,23	2,12
adductor brevis	0,588	7,097	2,41	2,51
adductor longus	0,232	3,613	0,95	1,28
gracilis	0,925	12,940	3,79	4,57
pectineus	0,120	1,510	0,49	0,53
sartorius	0,310	4,162	1,27	1,47
rectus femoris	0,755	8,245	3,09	2,91
vastus medialis	0,740	9,673	3,03	3,42
vastus intermedius	1,198	7,290	4,91	2,58
articularis genus	—	1,275	—	0,45
vastus lateralis	1,045	22,270	4,28	7,87
biceps, Cap. longum	0,575	6,920	2,35	2,45
biceps, Cap. breve	0,240	5,610	0,98	1,98
semitendinosus	0,825	13,740	3,38	4,86
semimembranosus	0,565	6,585	2,31	2,33
tibialis anterior	0,668	7,147	2,73	2,53
extensor digitorum longus	0,340	4,120	1,39	1,46
extensor hallucis longus	0,120	1,190	0,49	0,42
peroneus longus	0,450	3,868	1,84	1,36
peroneus brevis	0,235	2,695	0,96	0,95
gastrocnemius, Cap. lat.	0,370	5,320	1,51	1,88
gastrocnemius, Cap. med.	0,510	6,370	2,09	2,25
soleus	0,900	10,035	3,69	3,55
tibialis posterior	0,540	2,887	2,21	1,02
flexor tibialis	0,632	2,913	2,59	1,03
flexor fibularis	1,095	5,392	4,48	1,91
popliteus	0,288	2,520	1,18	0,89
Die Fußmuskulatur zusammen- genommen	2,025	13,330	8,29	4,71
Gesamtgewicht	24,423	317,555		
Gesamtgewicht ohne die Mm. psoas maior, psoas minor, iliacus, piriformis und obturatorius internus	24,423	282,892	100,00	100,00



Tabelle 7

Muskel	Trockengewichte, Mittelwerte aus 2 Wägungen, in Gramm			% vom Gesamt- gewicht der Fuß- muskulatur		
	A	B	C	A	B	C
M. extensor digitorum brevis	1,497	0,180	1,730	6,22	8,89	12,98
extensor hallucis brevis	0,660	0,060		2,74	2,96	
flexor digitorum brevis, Caput superficiale	2,142	0,170	0,928	8,89	8,40	6,98
M. flexor digitorum brevis, Caput profund.	0,410	0,067	0,365	1,70	3,31	2,74
M. quadratus plantae	0,388	—	—	1,61	—	—
lumbricalis I	0,132	0,012	0,127	0,55	0,59	0,95
lumbricalis II	0,185	0,018	0,118	0,77	0,89	0,88
lumbricalis III	0,218	0,020	0,100	0,90	0,99	0,75
lumbricalis IV	0,062	0,010	0,072	0,26	0,49	0,54
abductor digiti V	1,535	0,153	1,275	6,37	7,56	9,56
Pars metatarsalis	0,825	0,080	0,315	3,43	3,95	2,36
M. flexor brevis digiti V	0,503	0,080	0,525	2,09	3,95	3,94
abductor hallucis <sup>1</sup>	6,703	0,333	3,070	27,83	16,44	23,03
adductor hallucis, Caput transversum	2,607	0,160	1,008	10,82	7,90	7,56
M. adductor hallucis, Caput obliquum <sup>1</sup>	1,513	0,140	0,960	6,28	6,91	7,20
M. flexor hallucis brevis	0,695	0,092	0,267	2,89	4,54	2,00
M. interosseus plantaris IV	0,495	0,050	0,303	2,06	2,47	2,27
interosseus plantaris III	0,297	0,050	0,202	1,23	2,47	1,51
interosseus plantaris II	0,423	0,067	0,265	1,76	3,31	1,99
M. interosseus dorsalis I	0,922	0,108	0,545	3,83	5,33	4,09
M. interosseus dorsalis II	0,518	0,037	0,305	2,15	1,83	2,29
M. interosseus dorsalis III	0,650	0,055	0,388	2,70	2,72	2,91
interosseus dorsalis IV	0,703	0,083	0,462	2,92	4,10	3,47
Gesamtgewicht der Fußmuskulatur	24,083	2,025	13,330	100,00	100,00	100,00

Der Anteil der Fußmuskeln am Gesamtgewicht der Muskulatur ist bei dem Tier B insgesamt beinahe doppelt so groß wie bei Tier C. Dieser Umstand gewinnt an Bedeutung, wenn man fest-

<sup>1</sup> einschließlich der angeschlossenen Portionen des M. flexor hallucis brevis.

stellt, daß die *Mm. tibialis posterior*, *flexor tibialis*, *flexor fibularis* und *popliteus* zusammen bei Tier B ebenfalls mehr als doppelt so schwer sind wie bei Tier C. Dieser Unterschied ist zweifellos durch das verschiedene Alter der Tiere bedingt. Es ist bekannt, daß Gorillas mit zunehmendem Alter immer weniger klettern. Zum Klettern nach Art der Menschenaffen (vgl. S. 516) braucht ein Tier aber stärkere Fußmuskeln und insbesondere stärkere Zehenbeuger als zum Laufen auf dem Boden. Der Fuß des kletternden Tieres muß instande sein, einen Unterstützungspunkt so fest zu erfassen, daß er das Körpergewicht tragen kann, ohne abzugleiten. Der Fuß des Bodenbewohners muß dagegen keine Greiffähigkeit besitzen und braucht daher keine besonders differenzierte und kräftige Muskulatur. Diese Zusammenhänge erklären vielleicht, warum bei Tier A die Muskulatur im Verhältnis zu den Knochen und Bindegewebsstrukturen viel schwächer entwickelt war als bei den kleineren Tieren B und C.

An dieser Stelle ist darauf hinzuweisen, daß bei Tier B die relative Fußlänge 56,3 % der Länge der vorderen Rumpfwand betrug, bei Tier C jedoch nur 52,7 % (vgl. Tab. 3). Dieser Befund stimmt mit Ergebnissen von A. H. Schultz (1958) überein, wonach die relative Fußlänge bei neugeborenen oder sehr jungen Gorillas im Mittel 62 %, bei erwachsenen Tieren dagegen 47 % der Länge der vorderen Rumpfwand beträgt. An anderer Stelle (1942) teilt der gleiche Autor die Maße eines weiblichen Tieres mit, das er zweimal, in jugendlichem und in erwachsenem Zustand, gemessen hatte und bei dem die relative Fußlänge von 55,2 % auf 44,7 % zurückging.

Über das Gewicht der Muskeln beim Gorilla finden sich lediglich bei Macalister einige, wenn auch ungenaue Angaben.

Die bisher festgestellten Muskelgewichte des Menschen (Voss), des Orang-Utan (Langer) und des *Hylobates* (Tappen) sind nur begrenzt vergleichbar, weil die Muskeln in feuchtem Zustand gewogen wurden und nicht feststeht, ob der relative Wassergehalt aller Muskeln gleich ist (vgl. S. 497). In vielen Fällen sind die Unterschiede im relativen Muskelgewicht bei Mensch und Gorilla jedoch so groß, daß sie hier erwähnt werden sollen. Allerdings ist zu berücksichtigen, daß die beiden Gorillas noch jung waren; das Gewicht des älteren Tieres (etwa 40 kg) betrug, grob geschätzt, etwa  $\frac{1}{5}$  vom Gewicht eines erwachsenen Gorillamannes (maximal etwa 200 kg [Sabater und Lasaletta, 1958]). Die wachstumsbedingten Proportionsänderungen am Muskelsystem sind bisher noch völlig unbekannt.

Dem Vergleich liegen die von Voss zusammengestellten Gewichte zugrunde, die in der gleichen Weise auf die Gewichtssumme der Beinmuskulatur bezogen wurden wie beim Gorilla (s. S. 497). Ein Vergleich mit den Werten von Langer und Tappen ist nicht möglich, weil nicht alle Muskelgewichte angegeben werden, so daß die Gewichtssumme als Bezugswert nicht ermittelt werden kann.

Die drei *M. glutei* zusammen haben beim erwachsenen Menschen und bei den beiden jungen Gorillas einen annähernd gleichgroßen Anteil an der Muskulatur. Beim Gorilla unterscheiden sich *M. gluteus medius* und *M. gluteus superficialis* nicht wesentlich voneinander, dagegen verhalten sich die Gewichte der beiden Muskeln beim Menschen wie 5:12. Der *M. quadriceps* hat beim Menschen 24,8 % vom Gewicht der gesamten Beinmuskulatur; beim Gorilla jedoch nur 15,31 bis 17,23 %. Überraschend ist die Tatsache, daß demgegenüber die Beugemuskulatur des Kniegelenks am Oberschenkel, einschließlich des *M. gracilis*, bei Mensch und Gorilla die gleichen relativen Gewichtsanteile hat. Dabei beträgt das relative Gewicht des *M. gracilis* bei Homo 1,6 %, bei Gorilla 3,79 bis 4,57 %. Die Adduktoren, ausschließlich des *M. gracilis*, sind bei den beiden untersuchten Gorillas relativ schwerer (15,92 und 17,24 %) als beim Menschen (12,7 %).

Das relative Gewicht aller Fußmuskeln beträgt beim Menschen nur 2,5 %, bei dem jüngeren Gorilla (B) jedoch 8,29 % und bei dem halbwüchsigen Tier (C) 4,71 %. Der *M. adductor hallucis* hat beim Menschen nur ein relatives Gewicht von 10,4 %, bei den Gorillas jedoch 14,76 bis 17,10 %. Der *M. quadratus plantae* ist beim Menschen ein großer Muskel (9,3 %), beim Gorilla ist er, wenn überhaupt vorhanden, recht klein (1,6 %). Der kurze Zehenbeuger ist bei Mensch und Gorilla relativ etwa gleich schwer. Die beiden langen Zehenbeuger sind beim (erwachsenen) Menschen nicht ganz so schwer (2,1 %) wie bei dem älteren Gorilla (2,94 %); bei dem kleineren Tier beträgt ihr relativer Gewichtsanteil dagegen mehr als das Dreifache (7,07 %).

#### 4. Bänder und Gelenke

##### a) Bänder des Beckens

Die Sakral- und Kaudalwirbel sind von dem *Lig. sacroiliacum dorsale longum* bedeckt, das gleichzeitig dem *M. erector spinae* als Ursprungssehne dient (Abb. 12d).

Das *Lig. sacrotuberale* beginnt bei Tier C in Höhe des 3. und 4. Sakralwirbels sowie der ersten Kaudalwirbel. Es verjüngt sich nach distal und ist infolge der gestreckten Beckenform relativ lang. Ein *Lig. sacrospinale* fehlt ebenso wie die *Spina ischiadica*.

Über die Bänder des Beckens beim Gorilla sind mir nur die Mitteilungen von Kleinschmidt (1949) bekannt. Der Autor fand ebenfalls nur ein *Lig. sacrotuberale*. Seinen Angaben zufolge besitzen Schimpanse und Orang-Utan, ebenso wie die „geschwänzten Primaten“ (Prosimier, Ceboiden und Cercopithecoiden), ein *Lig. sacrospinale*, aber kein *Lig. sacrotuberale*. Nach R. Fick besitzt der Orang-Utan keines der beiden Bänder. Nach Steiner „findet man ein *Lig. sacrospinum* . . . bei *Cercopithecus* nicht“. Ein *Lig. sacrotuberale* wird von der Autorin nicht erwähnt. Eigene Untersuchungen ergaben, daß bei *Macaca mulatta* und bei *Papio hamadryas* kein *Lig. sacrotuberale* zu finden ist und daß an Stelle des *Lig. sacrospinale* nur eine geringfügige Verstärkung der Fascie des „*M. spinoso-caudalis*“ (Steiner) oder „*M. ischio-coccygicus*“ (Eisler 1912; zit. nach Steiner) ausgebildet

ist, die die Bezeichnung „Ligament“ nicht berechtigt erscheinen läßt. Der genannte Muskel ersetzt das Band vollständig.

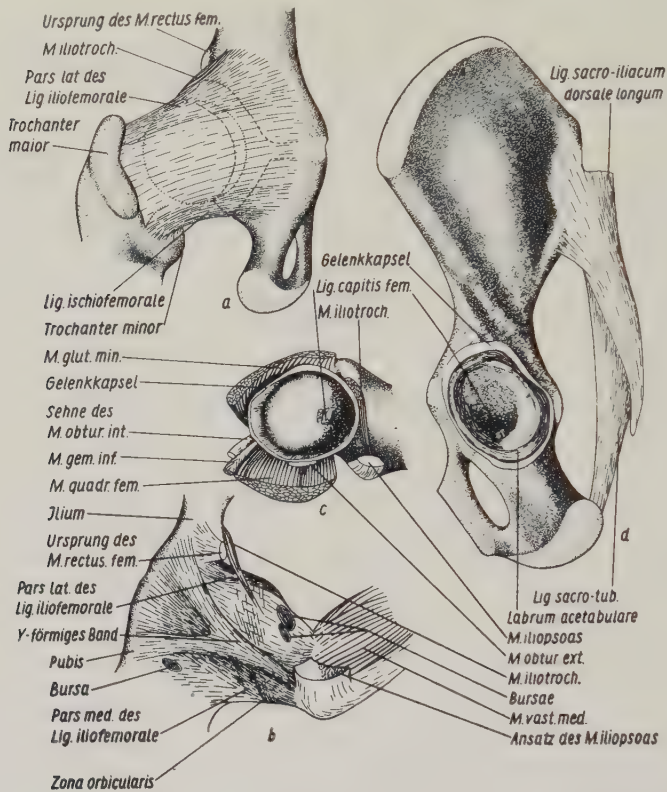


Abb. 12. Verschiedene Ansichten des Hüftgelenkes. c und d sind doppelt so stark verkleinert wie a und b.

a Hintere Fläche der Gelenkkapsel. Linkes Bein des jüngeren Tieres. Die gestrichelte Linie umgrenzt das Labrum acetabulare, die punktierte Linie umgrenzt den Femurkopf.

b Vordere Fläche der Gelenkkapsel. Linkes Bein des jüngeren Tieres. Das Gelenk ist gebeugt und der Oberschenkel abduziert.

c Gelenkfläche des linken Femurkopfes und Muskelansätze; älteres Tier.

d Linke Beckenhälfte mit Bändern, Ansicht der Gelenkfläche; älteres Tier

### b) Hüftgelenk

Das Hüftgelenk (der Tiere B und C) ist dem des Menschen sehr ähnlich. Die Gelenkkapsel inseriert proximal am Rande des Acetabulum. Am Femur folgt die Kapselinserion der Linea intertrochanterica und verläuft medial des Trochanter minor, der Crista intertrochanterica und des Trochanter maior (Abb. 12a und b). Das V-förmige Lig. iliofemorale entspringt kranial und medial der



Gelenkpfanne und inseriert teils am Schenkelhals in der Nähe des Trochanter maior (Pars lateralis nach Braus-Elze), teils an der Linea intertrochanterica und der Basis des Trochanter minor (Pars medialis). Das Lig. iliofemorale ist das stärkste Band des Hüftgelenkes. Die Pars medialis wird durch ein dünnes, Y-förmiges Band verdeckt. Dessen Schenkel setzen zu beiden Seiten der Pars medialis am Rande des Acetabulum an und inserieren gemeinsam an der Basis des Trochanter minor (Abb. 12b). Ein Lig. pubofemorale fehlt, dagegen ist das **Lig. ischiofemorale** kräftig entwickelt. Es verbindet den kaudalen Rand des Acetabulum mit der Crista intertrochanterica. Eine **Zona orbicularis** ist nur angedeutet (Abb. 12a und b).

Während die Gelenkkapsel bei Tier C an allen Seiten geschlossen ist, kommuniziert der Gelenkraum bei Tier B mit der Bursa unter den Mm. iliopsoas und obturatorius externus (Abb. 12b). Der Femurkopf hat beinahe Kugelform, seine überknorpelte Gelenkfläche dehnt sich allseitig bis an das deutlich abgesetzte Collum femoris aus. Das **Lig. capitis femoris** ist dünn, platt und auffallend lang (Abb. 12c). Bei Tier B fehlt es rechts vollständig. Eine Fovea capitis ist hier nur angedeutet.

Wie beim Menschen überbrückt das **Labrum acetabulare** als Lig. transversum acetabuli die mit Fett ausgefüllte Incisura acetabuli (Abb. 12d).

Nach Eröffnung der Gelenkkapsel und Durchtrennung sämtlicher Hüftmuskeln wird der Femurkopf durch das Gewicht des Beines aus der flachen Pfanne luxiert.

Der Versuch der Gebr. Weber hatte gezeigt, daß unter entsprechenden Bedingungen beim Menschen der Schenkelkopf durch den Luftdruck in der Gelenkpfanne gehalten wird und sogar noch das Gewicht des gesamten Beines tragen kann. Diese Wirkung des Luftdruckes wird beim Menschen dadurch ermöglicht, daß bei Eröffnung der Kapsel nahe ihrem Ansatz am Femur die Zona orbicularis sich dem Femurhals so eng anlegt, daß keine Luft in das Gelenk eindringen kann.

*Variabilität:* In der Literatur fehlt eine ausführliche Beschreibung des Hüftgelenkes des Gorillas, statt dessen finden sich nur beiläufige Hinweise. Duvernoy fand ein „sehr starkes Lig. capitis femoris“. Die Abbildungen von Raven (1950) zeigen die gleichen Verhältnisse, wie sie oben beschrieben wurden. Bischoff erwähnt ein langes Lig. capitis und die mehr als halbkugelige Form des Femurkopfes. Nach Hartmann (1877) ist beim Orang-Utan in der Regel kein Lig. capitis femoris ausgebildet.

## e) Kniegelenk

In einer umfangreichen Untersuchung über das Kniegelenk der Primaten stellte Vallois (1914) fest, daß die Tiere mit ähnlicher oder gleicher Fortbewegungsweise auch morphologisch ähnliche Kniegelenke besitzen. Er teilte die Primaten in vier Gruppen ein, die sich sowohl in ihrer Fortbewegungsweise als auch im Bau des Kniegelenkes unterscheiden.

1. Die erste Gruppe wird von den hochspezialisierten Springern gebildet. Sie umfaßt die Tarsiidae, Lemuridae, Galaginae und Callithricidae. Diese Tiere besitzen in der Strecksehne zwei Sesambeine. Das untere dieser Sesambeine ist die schmale und hohe Patella, an der die *M. vasti lateralis* und *medialis* sowie *rectus femoris* inserieren; das obere ist fibrös-knorpelig und dient dem *M. vastus intermedius* als Ansatz. Weiterhin ist die *Plica synovialis infrapatellaris* vollständig rückgebildet, und die Menisci sind schmal und halbkreisförmig.

2. Zur zweiten Gruppe gehören die beweglichen Kletterer, die ebenfalls noch vorzügliche Springer sind. Hierbei handelt es sich um die Mehrzahl der Cebidae und die Cercopithecoidea. Bei diesen Tieren fehlt das obere, fibrös-knorpelige Sesambein, und die Patella ist breiter. Die Menisci nähern sich mehr der Kreisform. Bei den Vertretern dieser und der vorhergehenden Gruppe sind regelmäßig beiderseits Sesambeine in den Ursprüngen des *M. gastrocnemius* ausgebildet.

3. Die dritte Gruppe umfaßt die langsameren Kletterer, das sind die Menschenaffen und einige Cebidae (*Ateles*, *Alouatta*), sowie die Lorisiinae. Bei diesen Tieren ist die Patella breiter als hoch. Die Seitenbänder sind länger, das mediale gewinnt Anschluß an die Fascie, die den *M. popliteus* verdeckt und wird dadurch noch zusätzlich verlängert. Die *Plica synovialis* ist meist als vollständiges „Septum medianum“ ausgebildet. Die Menisci sind zu mehr oder weniger vollständigen Kreisbogen geschlossen. Etwa bei jedem zweiten Individuum der Gattungen *Ateles*, *Alouatta*, *Hylobates* und *Pan* findet sich entweder im lateralen oder, ebenso häufig, im medialen Ursprungskopf des *M. gastrocnemius* ein Sesambein.

4. Der Mensch nimmt infolge seiner Bipedie eine Sonderstellung ein. In vielen morphologischen Eigenarten seines Kniegelenkes steht er der dritten Gruppe nahe, so in der Ausbildung und Form der Patella, sowie in dem Fehlen von Sesambeinen im Ursprung des *M. gastrocnemius*. Andererseits weist er aber eine Reihe von abweichenden Bildungen auf, die den Verhältnissen bei anderen Gruppen ähnlich sein können. So sind die Seitenbänder kürzer als bei der dritten Gruppe, und die Menisci haben weniger vollständige Kreisform. Die Ausbildung des Tractus iliotibialis ist ein Merkmal, das unter den Primaten allein dem Menschen zukommt. Das Kniegelenk der Pongiden ist nicht nur durch die von Vallois hervorgehobenen Merkmale ausgezeichnet, sondern es weist eine weitere Besonderheit auf: Die Krümmung des medialen Femurcondylus ist flacher als die des lateralen und der Condylodiaphysenwinkel<sup>1</sup> ist größer als beim Menschen (Aeby, Schwalbe, van

<sup>1</sup> Der lateral gemessene Winkel zwischen der Schaftlängsachse und der Verbindung zwischen den am weitesten distalwärts vorspringenden Punkten der beiden Condylen.

Westrienen, Weidenreich, Grunewald). Beim Menschen sind beide Condylen annähernd gleich stark gekrümmt, in manchen Fällen sind die Krümmungsradien des lateralen Condylus größer.

Das Kniegelenk der Pongiden steht in permanenter O-Bein-Stellung, zudem ist es am fixierten Präparat infolge der passiven Insuffizienz der Beugemuskeln stets leicht gebeugt; aber auch nachdem diese durchgeschnitten sind, verhindern die Bänder vielfach eine vollständige Streckung (van Westrienen, vgl. S. 522).

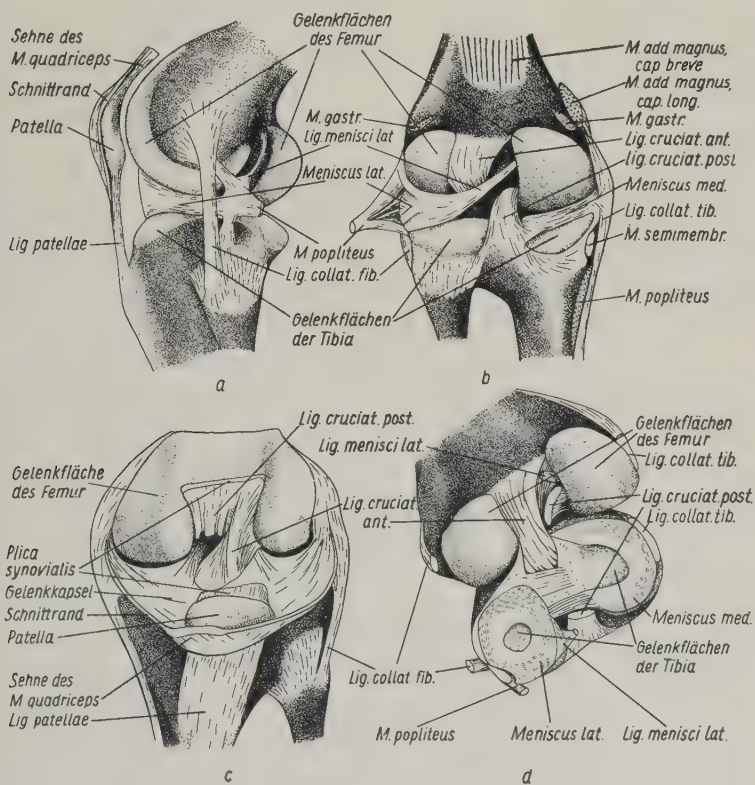


Abb. 13. Vier Ansichten des linken Kniegelenkes; jüngerer Tier.

a Ansicht von lateral.

b Ansicht von hinten.

c Ansicht von vorn. Hier ist die Vorderwand der Gelenkkapsel dargestellt, um die Verwachsung der Kapsel mit den Menisci zu zeigen.

d Die Gelenkflächen sind voneinander entfernt und geben den Blick auf die Menisci frei

Das Gelenk ist nur bei Tier B geöffnet worden.

Die Gelenkkapsel schließt das Lig. patellae sowie den proximalen Teil des medialen Seitenbandes ein und steht mit dem oberen

Tibio-Fibulargelenk in weit offener Verbindung. Infolgedessen weicht die Kapselinsertion an den genannten Stellen von der Knochen-Knorpel-Grenze ab.

Die vordere Wand der Gelenkkapsel ist durch die Sehnenplatte des *M. quadriceps* verstärkt (Abb. 7). Sehnenfasern des *M. rectus femoris* ziehen zum Teil über die Oberfläche der Patella hinweg und schließen sich dem *Lig. patellae* an. Die Sehnenfasern der *Mm. vasti* setzen ebenfalls nur zum Teil an der Kniescheibe an, teilweise ziehen sie seitwärts vorbei und erreichen das *Lig. patellae* oder direkt die Tibia. *Retinacula patellae* waren nicht zu isolieren. Unter dem *Lig. patellae* befindet sich ein Schleimbeutel (*Bursa infrapatellaris*).

Die Fasern der rückwärtigen Kapselwand konvergieren von beiden Seiten her zur *Fossa intercondylaris* (Abb. 6). Dort setzen sie jeweils am Meniscus der gegenüberliegenden Seite an. Oberhalb und unterhalb der Stelle, an der sich die Fasern von beiden Seiten überkreuzen, bleibt ein mit Fett ausgefüllter Zugang zum Gelenk frei.

Das **Lig. collaterale fibulare** hat eine runde Querschnittsfläche. Es verläuft ohne Verbindung mit der Gelenkkapsel vom *Epicondylus lateralis femoris* zum *Caput fibulae* (Abb. 13a). Dort setzt es sich in das *Septum laterale* fort. Das **Lig. collaterale tibiale** ist breit, flach und fest mit der Gelenkkapsel verwachsen. Seine Fasern konvergieren distalwärts (Abb. 1 und 2). Sie setzen zum Teil unterhalb der Gelenkfläche der Tibia an, ein distaler Abschnitt des Bandes überquert den Ursprung des *M. popliteus* und inseriert an der *Margo medialis tibiae* (Abb. 6, 13b und c). Dieser Abschnitt des Seitenbandes ist mit der *Fascia cruris* verwachsen.

Vallois deutete ihn als Teil der Fascie des *M. popliteus* und stellte fest, daß er bei Feten und gelegentlich bei erwachsenen Primaten nicht in Verbindung zum proximalen Abschnitt des Bandes steht.

Der *M. semimembranosus* hat keine Verbindung zur Gelenkkapsel. Die Sehne des *M. popliteus* teilt sich in Höhe des lateralen Meniscus auf. Je ein Faserzug erreicht den *Epicondylus lateralis femoris*, die Tibia und das *Caput fibulae*, sowie den Meniscus (s. S. 478 und Abb. 13a).

Das medial gelegene, abgeplattete **Lig. cruciatum posterius** entspringt am Rande der breiten *Fossa intercondylaris femoris* und inseriert an der *Area intercondylaris posterior* der Tibia (Abb. 13d).



Das **Lig. cruciatum anterius** ist dergestalt in sich verdreht, daß die Fasern, die am weitesten medial entspringen, an der Area intercondylaris tibiae sehr weit vorne ansetzen. Die am Hinterrand der Fossa intercondylaris femoris entspringenden Fasern inserieren lateral neben dem Meniscus medialis (Abb. 13c und d).

Die beiden Menisci (Abb. 13d) sind an der Eminentia intercondylaris befestigt und an ihrem äußeren Umfang mit der Gelenkkapsel verwachsen. Der sichelförmige **Meniscus medialis** wird durch das Lig. collaterale tibiale fixiert. Dagegen ist der kleinere **Meniscus lateralis** nicht mit dem Seitenband verwachsen und deshalb beweglicher. Er ist zu einem Kreisring geschlossen; in seiner Mitte bleibt nur eine kleine Öffnung frei. Das Lig. menisci lateralis verbindet ihn mit dem lateralen Rand des medialen Femurcondylus (Abb. 13b). Ein Lig. transversum fehlt. Die derbe und auffällige breite Plica synovialis ist nicht durchbrochen. Sie verbindet den Apex patellae mit dem Rand der ebenfalls sehr breiten Fossa intercondylaris und trennt die Rollengelenke sowohl voneinander als auch vom Patellargelenk (Abb. 13c).

*Variabilität:* In der Literatur liegen nur drei ausführliche Beschreibungen des Kniegelenkes vor (Duvernoy, van Westrienen, Vallois). Duvernoy bezeichnete beide Lig. cruciata als zylindrisch. Vallois erwähnt die Torsion des Lig. cruciatum anterius nicht. Bei einem Tier (van Westrienen) waren beide Ligg. collateralia mit der Gelenkkapsel verwachsen, allerdings war auch hier die Verbindung des fibularen Seitenbandes mit der Gelenkkapsel lockerer als die des tibialen. Dagegen fand Vallois den medialen Meniscus ebenso wie den lateralen an seiner Peripherie zwar mit der Kapsel, aber nicht mit dem Seitenband verwachsen. Bei den beiden zuletzt erwähnten Tieren (van Westrienen, Vallois) ging vom Meniscus lateralis ein Lig. transversum zur Vorderseite des Lig. cruciatum anterius.

#### d) Verbindungen zwischen Tibia und Fibula

Das proximale Tibio-Fibulargelenk ist unbeweglich. Die Fasern seiner Kapsel verlaufen parallel zur Längsrichtung der Fibula. Die Gelenkhöhle kommuniziert mit derjenigen des Kniegelenkes. Bei Tier C fand sich eine Ausstülpung der Gelenkkapsel (vgl. S. 479). Bei dem von Vallois untersuchten Tier war dieses Gelenk als Syndesmose ausgebildet. Das distale Tibio-Fibulargelenk erlaubt geringe Verschiebungen der beiden Knochen gegeneinander. Die Fasern seiner Kapsel entspringen proximal an der Tibia und setzen weiter distal an der Fibula an. Der Gelenkraum kommuniziert mit dem des Talo-Crural-Gelenkes.

An der sonst nur wenig gegliederten, homogenen Membrana interossea ist bei beiden Tieren nur ein schmaler (bei Tier C etwa 4 mm breiter) Faserzug deutlich zu erkennen, der am Beginn des distalen Tibiadrittels entspringt und zum distalen Schaftende der Fibula zieht (Abb. 6 und 14).

### e) Fuß- und Zehengelenke

Innerhalb der Ordnung der Primaten lassen sich, abgesehen von den zum Teil hochspezialisierten Greif- oder Springfüßen der Prosimier und der Callithricidae, wenigstens drei grundsätzlich verschiedene Bautypen des Fußes unterscheiden:

1. Den ersten Bautyp repräsentiert der Fuß der quadrupeden Cebidae und Cercopithecoidea mit langen und frei beweglichen Zehen. Der Calcaneus ist gegen den Vorfuß beweglich; die Ferse ist unbehaart und sehr schmal. Beim Aufsetzen des Fußes berührt sie gelegentlich den Boden, wird aber in dem Augenblick wieder abgehoben, in dem der Fuß belastet wird. Nur in Ausnahmefällen stehen diese Tiere auf der Ferse, im allgemeinen trägt der Mittelfuß das Körpergewicht. (Die gleichen Beobachtungen machte bereits Lucae).

2. Den zweiten Bautyp stellt der Fuß der Menschenaffen dar. Seine Knochenelemente (einschließlich des Calcaneus) sind relativ fest miteinander verbunden und bilden eine mehr oder weniger deutliche Längs- und Querverwölbung (Weidenreich, Forster, Hafferl). Die Ferse ist von einem dicken Fettpolster überzogen und dadurch sehr breit. Die besondere Versteifung des Fußskeletts ist nicht allein durch die Größenzunahme der Tiere bedingt, sondern auch durch die gelegentliche Aufrichtung, bei welcher der Fuß die gesamte Körperlast zu tragen hat.

3. Der Fuß des Menschen ist als der dritte Bautyp anzusehen. Hier ist der Hallux als tragendes Element in die deutlich ausgeprägte Längswölbung eingefügt; die lateralen Zehen sind stark verkürzt und zum Teil in die Weichteilumhüllung einbezogen. In Anpassung an die rein terrestrische Lebensweise hat der Fuß an Tragfähigkeit gewonnen, das Greifen ist dagegen so gut wie unmöglich.

Unter allen Menschenaffen klettert der Gorilla am wenigsten. Die Kennzeichen des „Greif“-Fußes (Beweglichkeit, Länge der Zehen) sind bei ihm weniger deutlich ausgeprägt als bei den anderen Menschenaffen, dagegen ist der Fuß relativ starr und damit tragfähig.

Die **Bänder des Fußes** überspannen oft mehrere Gelenke. Das Lig. deltoideum entspringt mit dem tiefen Blatt des Lig. laciniatum gemeinsam am Malleolus medialis. Es inseriert am Talus und am Sustentaculum talare. Sein vorderer Abschnitt (Pars tibio-navicularis) ist deutlich abgetrennt und erreicht das Naviculare. Das laterale Seitenband inseriert zum Teil am Calcaneus (Lig. calcaneo-fibulare) und zum Teil am Talus (Lig. talo-fibulare anterius). An

der Rückseite des Gelenkes besteht keine deutliche Grenze zwischen der Kapsel des distalen Tibio-Fibulargelenkes und dem kräftigen Lig. talo-fibulare posterius.

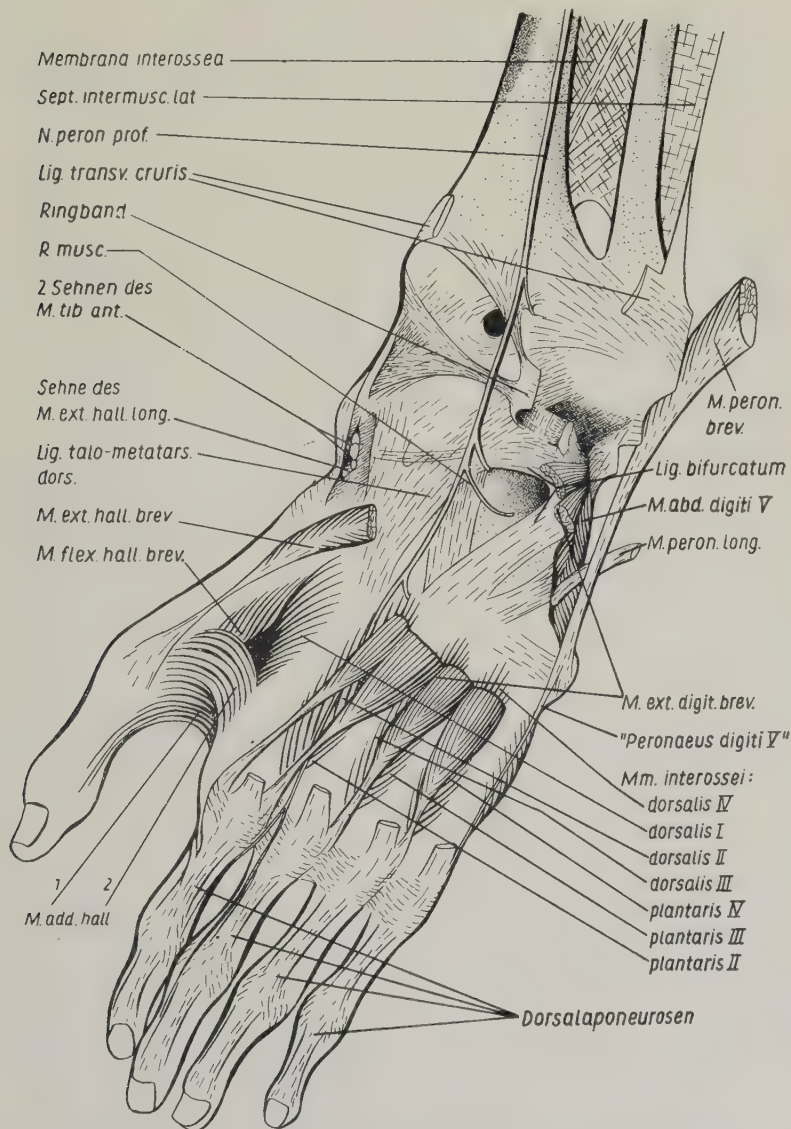


Abb. 14. Ansicht des linken Fußes von dorsal; älteres Tier. Der mittlere Teil des M. extensor digitorum brevis ist herausgeschnitten, um die Bänder des Sprunggelenkes und Fußrückens zu zeigen. Der N. peroneus profundus gibt 3 Äste an die Gelenke ab, der R. muscularis innerviert den M. extensor digitorum brevis

Durch eine Öffnung in der fibrösen vorderen Kapselwand tritt ein Teil des Fettpolsters aus dem Gelenk nach außen. An der Vorderfläche der Gelenkkapsel konvergieren drei Faserzüge zu dem sehr starken Ringband für die Sehne des *M. extensor digitorum longus* (Abb. 14). Diese Faserzüge entspringen 1. an der medialen Seite des Talus. 2. an der Tibia, besonders dem Malleolus tibialis. 3. an der lateralen Seite des Calcaneus.

Das **Lig. bifurcatum** entspringt ebenfalls an der lateralen Fläche des Calcaneus (Abb. 14 und 16). Sein lateraler Schenkel (**Lig. calcaneo-cuboideum**) inseriert am Cuboid und setzt sich bis auf die Basen der Metatarsalia III, IV und V fort. Der mediale Schenkel des Bandes (**Lig. talo-calcaneum**) heftet sich an der Oberseite des Taluskopfes an. Ein Teil seiner Fasern biegt rechtwinklig ab und schließt sich dem **Lig. talo-metatarsium dorsale** an, das vom Talus über das Naviculare zu den drei Cuneiformia und den Metatarsalia II und III zieht (Abb. 14 und 16).

Das Cuneiforme mediale wird durch sehr kräftige, kurze Bänder besonders fest mit dem Naviculare und der Basis des Metatarsale II verbunden. Auch die Kapsel des Hallux-Grundgelenkes ist überaus dick. Zwei starke Faserzüge, die diagonal über den Gelenkspalt ziehen, überkreuzen sich im ersten Interdigitalraum (Abb. 20). Die Stabilität der Verbindung zwischen Naviculare, Cuneiforme I und Metatarsale I hat für die Querwölbung des Fußes eine große Bedeutung (s. S. 525).

Recht auffällig ist das schmale **Lig. naviculo-metatarsium I**, weil es die Sehnen des *M. tibialis anterior* überquert (Abb. 6). Teile des **Lig. deltoideum** und des **Lig. bifurcatum** schieben sich als **Lig. talo-calcaneum interosseum** zwischen die beiden Facies articulares talaris des Calcaneus (Abb. 16).

Die Tarsalia mit Ausnahme des Talus und die Basen der lateralen Metatarsalia sitzen auf einer mächtigen, bei Tier A zwischen 3 und 6 mm dicken Bindegewebsplatte (Abb. 17). In diese Fasermasse ist die Scheide der Sehne des *M. peroneus longus* eingebaut. Von der Plantarfläche aus kann man bei allen Tieren einige charakteristische Bänder erkennen (Abb. 11c):

Das fächerförmige **Lig. plantare longum** verbindet den Calcaneus mit dem Cuboid und den Cuneiformia und setzt sich nach medial in das **Lig. calcaneo-naviculare plantare** fort. Das Naviculare wird durch ein oberflächlich verlaufendes Band mit den



Basen der Metatarsalia II und III verbunden. Dieses Band verdeckt ein **Lig. naviculo-cuneiforme laterale**. Sehr deutlich ist das schon erwähnte **Lig. naviculo-cuneiforme mediale** an der Plantarseite des Fußes abzugrenzen (s. S. 510).

Ebenso wie das **Lig. plantare longum** die Längswölbung verspannt, erhält das „**Lig. transversum plantae**“ (**Lig. cuneo-cuboidium plantare**) die Quervölbung des Fußes. Es beginnt am Cuboid und setzt am Cuneiforme mediale und an der Basis des I. Metatarsale an.

Alle bisher erwähnten Bänder der Fußsohle liegen plantar von der Sehne des *M. peroneus longus*. Nur das eigentliche Pfannenband liegt noch tiefer.

Neben den erwähnten Bändern bestehen noch kurze und deshalb weniger auffällige Verbindungen zwischen jeweils zwei benachbarten Knochenelementen.

*Variabilität:* Nur in den Arbeiten von Duvernoy und Hafferl finden sich Beschreibungen der Bänder des Fußes.

Die Bänder des proximalen Sprunggelenkes hat allein Duvernoy beschrieben, mit dessen Befunden die hier wiedergegebenen völlig übereinstimmen. Der Autor betont, daß die Intertarsalgelenke wesentlich freiere Bewegungen erlaubten als beim Menschen. Er unterscheidet ein **Lig. plantare longum**, ein **Lig. transversum plantae**, welches das Cuboid mit dem Cuneiforme intermedium verbindet, die kräftige Kapsel des Hallux-Grundgelenkes und das **Lig. talo-metatarsale dorsale**.

Hafferl beschreibt vor allem den Fuß eines Schimpansen und verweist nur an einigen Stellen auf einen von ihm untersuchten Gorilla, bei dem der

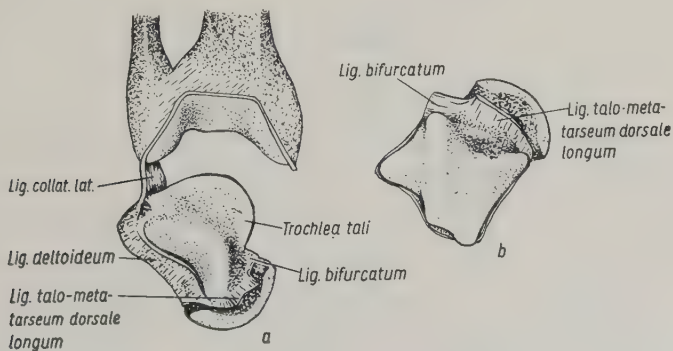


Abb. 15. Proximales Sprunggelenk; jüngerer Tier

a Gelenkflächen der Tibia und Fibula sowie des Talus.

b Ansicht der Gelenkfläche des Talus von oben

Bandapparat offenbar demjenigen der oben beschriebenen Tiere (A, B und C) gleich.

Im oberen Sprunggelenk divergieren der mediale und der auffallend stark überhöhte laterale Rand der Trochlea tali nach vorne (zehenwärts) deutlicher als beim Menschen. Infolgedessen kann der Talus bei leicht plantarflektiertem Fuß auch freier gegen den Unterschenkel bewegt werden (Abb. 15b). Die Gelenkfläche der

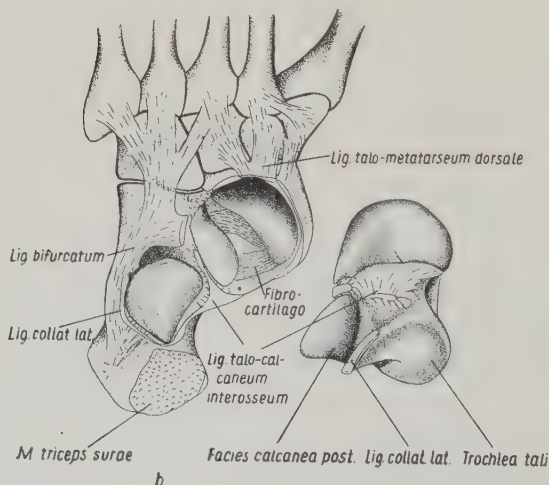
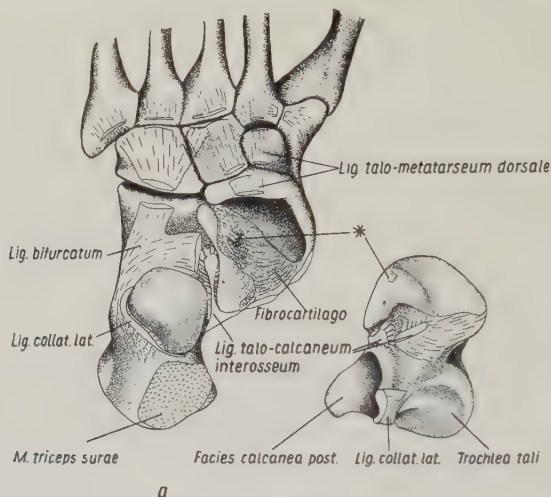


Abb. 16. Distales Sprunggelenk und Aufsicht auf die Intertarsalgelenke. a der abgesetzte Fuß, b der linke Fuß des jüngeren Tieres in gleicher Größe gezeichnet. Der Talus ist so weit gedreht, daß seine Facies calcanea posterior zu sehen ist. Der Stern\* bezeichnet ein Band, das den Gelenkspalt durchzieht

Malleolengabel hat an der Stelle, an der Tibia und Fibula artikulieren, eine Vertiefung, die den erhabenen Rand der Trochlea tali aufnimmt.

Das **untere Sprunggelenk** wurde nur bei den Tieren A und B geöffnet. Es besteht, wie beim Menschen, aus einer vorderen und einer hinteren Kammer. In der vorderen Kammer (*Articulatio subtalaris*) artikulieren Talus und Calcaneus. Die Gelenkflächen sind annähernd kongruent und haben die Form eines ungefähr quadratischen Ausschnittes aus einem Zylindermantel, dessen Achse nach außen-hinten geneigt ist (Abb. 16 und 17).

In der vorderen Kammer des Sprunggelenkes (*Articulatio talocalcaneo-navicularis*) artikuliert der Taluskopf mit einer halbkugeligen Pfanne, die vom Naviculare, Calcaneus und dem überknorpelten Pfannenband (*Fibrocartilago navicularis*) gebildet wird. In der Pfanne liegt ein (verschieden geformtes) Fettpolster. Bei Tier A durchzieht ein dünnes Band die Gelenkhöhle und verbindet die *Fibrocartilago navicularis* mit dem Taluskopf.

Der Gelenkraum der vorderen Kammer kommuniziert mit sämtlichen Intertarsal- und den lateralen Tarso-Metatarsal-Gelenken und steht auch durch einen Kanal mit der hinteren Kammer in Verbindung.

Die Gelenkflächen sind bei den Tieren A und B etwas verschieden geformt. In Abb. 16 sind sie auf gleiche Größe gebracht und nebeneinander dargestellt. Bei Tier A ist der durch das Pfannenband überbrückte Zwischenraum zwischen *Facies articularis talaris anterior* des Calcaneus und *Facies articularis talaris* des Naviculare kleiner als bei Tier B. Hierbei dürfte es sich um einen Altersunterschied handeln.

Die *Facies articularis calcanea* des Cuboids trägt bei Tier A einen niedrigen Vorsprung, dem eine Vertiefung in der gegenüberliegenden Fläche entspricht. Bei Tier B fehlt dieser Vorsprung. Von dorsal gesehen, hat hier der Gelenkspalt die Form einer flachen Stufe (Abb. 16). Zwischen den drei *Cuneiformia* sind nur an der Dorsalseite des Fußes Reste der Gelenkspalten erhalten. Die übrigen Intertarsalgelenke weisen keinerlei Besonderheiten auf (Abb. 16 und 17).

*Variabilität:* In der Literatur finden sich nur wenige Angaben über die Fußgelenke. Die oben beschriebene Form der Talusrolle findet sich nicht nur regelmäßig beim Gorilla, sondern auch bei den anderen Menschenaffen (Duvvernoy, Aeby, Weidenreich, Hafferl). Hafferl erwähnt ebenfalls den Fortsatz der *Facies articularis calcanea* des Cuboids.

Die lateralen **Tarso-Metatarsal-Gelenke** besitzen ebene Gelenkflächen. In den Verbindungen zwischen den Cuneiformia und dem 2. und 3. Metatarsale findet sich nur an der Dorsalseite des Fußes ein Gelenkspalt. Plantar sind sie als Syndesmosen ausgebildet. Der 2. Mittelfußknochen ist zusätzlich durch seine Stellung zwischen den Cuneiformia III und I fixiert (Abb. 16 und 17). Die *Facies articularis ossis metatarsalis I* des medialen Cuneiforme hat die Form eines Zylinders, dessen Achse nicht ganz senkrecht zur Längsachse des Fußes steht, sondern etwas nach vorne geneigt ist (Abb. 17). Der Radius des Zylinders ist bei Tier B in der plantaren Hälfte größer als in der dorsalen, deshalb besteht die Gelenkfläche aus zwei Stufen. Die proximale Gelenkfläche des Metatarsale I bildet in beiden Fällen die Negativform der Keilbeinfläche.

*Variabilität:* Bei zwei Tieren (Duvernoy, Hafferl) waren die Gelenke zwischen den Cuneiformia und den Metatarsalia II und III nahezu unbeweglich. Abweichende Befunde liegen nicht vor. Das Grundgelenk des Hallux ist beim Gorilla offenbar stets als reines Scharniergelenk ausgebildet (Duvernoy, Lucae, Aeby, Weidenreich, Hafferl, Morton 1922).



Abb. 17. Intertarsalgelenke des abgesetzten Fußes. Die Stellung des Fußes ist die gleiche wie in Abb. 20

- a Proximale Gelenkflächen der Metatarsalia, 1. Strahl adduziert.
- b Distale Gelenkflächen der Cuneiformia I, II und III sowie des Cuboids.
- c Proximale Gelenkflächen des Cuboids und der Cuneiformia III, II und I.
- d Distale Gelenkflächen des Naviculare und des Calcaneus

Die lateralen **Metatarso-Phalangeal-Gelenke** des Gorillas gleichen den entsprechenden Gelenken an der Hand des Menschen. Ihre Kapseln sind locker, und die als Ligg. collateralia verstärkten Seiten-



wände der Kapseln engen den Gelenkraum ein. Die Capitula metatarsalium tragen große, annähernd kugelige Gelenkflächen, deren Krümmungsradius in der vertikalen Ebene größer ist als in der horizontalen. Die Gelenkflächen der zugehörigen Phalangen sind demgegenüber nur klein.

Die straffen Seitenbänder der lateralen **Interphalangealgelenke** erlauben nur Bewegungen in einer dorso-plantaren Ebene. Auch das Metatarso-Phalangeal-Gelenk und das Interphalangealgelenk des Hallux sind reine Scharniergelenke, jedoch ändert sich ihre Bewegungsachse in Abhängigkeit von der Stellung des Halluxgrundgelenkes.

Die Gelenkflächen am distalen Ende eines jeden Gliedes erscheinen in der Ansicht von der Seite konvex, in der Ansicht von oben aber konkav. Die proximale Fläche des jeweils nächsten Gliedes bildet die Negativform dazu.

*Variabilität:* Diese Beobachtungen stimmen mit den Befunden von Duvernoy, Lucae und Aebý über die Zehengelenke überein. Abweichende Befunde liegen nicht vor.

## 5. Bewegungsmöglichkeiten der Gelenke und Muskelfunktionen

Die maximalen Bewegungsausschläge in den Gelenken konnten am lebenden Tier nicht ermittelt werden. Sie sind am Muskelpräparat eingeschränkt, weil die Muskeln durch die Fixation ihre natürliche Dehnbarkeit verlieren. Aus diesem Grunde wurden unsere Untersuchungen am Bänderpräparat ausgeführt. Zweifellos lassen die Gelenke am Bänderpräparat nicht genau die gleichen Bewegungen zu wie beim lebenden Tier. Leider bestand aber keine andere Möglichkeit der Untersuchung. Sorgfältige Beobachtungen am lebenden Tier zeigten, daß die Befunde am Präparat korrekte Hinweise auf die Möglichkeiten des lebenden Tieres gestatten.

Die Stellung eines Gelenkes soll im folgenden durch den Winkel bestimmt sein, den die Längsachse eines Gliedabschnittes mit der Rumpfachse bzw. mit der Längsachse des benachbarten Gliedabschnittes bildet. Das jeweilige Gelenk wurde in eine bestimmte Stellung gebracht und gezeichnet. Die Winkel wurden an Hand der Zeichnungen bestimmt.

Am fixierten Präparat setzen die Bänder einer Bewegung der Gelenke einen elastischen Widerstand entgegen. In Zusammenhang damit sind die Extremstellungen in verschiedenen Versuchen nur mit einem Fehler von  $5^\circ$ , zuweilen auch  $10^\circ$  reproduzierbar, da die Winkelgröße von der Kraft abhängt, die angewandt wird, um das Gelenk in eine bestimmte Extremlage

zu bringen. Aus diesem Grunde würde eine größere Meßgenauigkeit keinerlei Vorteile geboten haben. Die Wirkung der Muskeln wurde 1. auf theoretischem Wege ermittelt und 2. durch den Versuch überprüft.

1. Es wird festgestellt, welche Stellung die jeweiligen Gliedabschnitte zueinander einnehmen müssen, wenn Ursprung und Insertion des betreffenden Muskels einander möglichst angenähert sind.

2. Am Muskel wird in der physiologischen Zugrichtung gezogen und die resultierende Bewegung mit dem Ergebnis von 1. verglichen. Es werden nur auf diese Weise nachgeprüfte Ergebnisse mitgeteilt. Im Zoologischen Garten zu Frankfurt a. M. hatte ich Gelegenheit, Gorillas, Schimpansen, Orang-Utans, einen Gibbon sowie eine große Anzahl verschiedener niederer Affen zu beobachten<sup>1</sup>. Ein erster Vergleich zeigte, daß sowohl die statischen Verhältnisse als auch die Bewegungsweisen bei jeder Gattung der Menschenaffen verschieden sind. Es ist in der Regel nicht möglich, Beobachtungen, die an den Vertretern der einen Gattung gemacht worden sind, auf Vertreter einer anderen Gattung zu übertragen. Dieses Verfahren ist jedoch mehrmals angewandt worden (Forster, Hafferl, Weidenreich, Keith). Die hier mitgeteilten Befunde gelten, wenn nicht ausdrücklich anders vermerkt, ausschließlich für den Gorilla. Einige Beispiele sollen dessen Fortbewegungsweise deutlich machen:

1. Ein Tier klettert am Käfiggitter hoch. Der Körper hängt an den über den Kopf erhobenen Armen, die Beine sichern das schwere Tier zusätzlich. Das rechte Bein greift in Abduktionsstellung seitlich des Rumpfes nach oben, und die Zehen fassen in eine Masche des Gitters. Der Rumpf wird nur selten senkrecht gehalten, seine Längsachse steht zumeist schräg zur Fortbewegungsrichtung. Die Arme greifen ebenfalls höher, der linke Fuß gibt seinen Halt auf. Ein großer Teil des Körpergewichtes hängt jetzt am rechten Bein. Das Knie wird gebeugt bis der Unterschenkel nahezu senkrecht steht; das Bein zieht in dieser Phase den Körper aufwärts. In der nun folgenden Phase wird der Körper durch Kontraktion des *M. quadriceps* hochgestemmt. Hier besteht ein wesentlicher Unterschied gegenüber dem Menschen, der nicht nach Art der Pongiden klettern kann, weil er nicht in der Lage ist, mit den Zehen zu greifen, sondern den Körper von Anfang an mit den Beinen hochstemmen muß.

2. Das Tier klettert an einer schräg an die Wand gelehnten Stange. Der Fuß wird in der Weise aufgesetzt, daß sich die beweglichen lateralen Metatarsalia der Unterlage möglichst eng anlegen. Die lateralen Zehen krümmen sich, und der Hallux wird adduziert. Die große Zehe kann der Form des erfaßten Gegenstandes nicht durch Opposition angepaßt werden, wie der Daumen an der menschlichen Hand.

Das Tier kann aber auch greifen, ohne die Beugemuskulatur anzuspannen. So sah ich einmal ein etwa 40 kg schweres Jungtier an einer glatten, senkrechten Stange emporklettern, indem es diese zwischen Hallux und Meta-

<sup>1</sup> Dem Direktor des Zoologischen Gartens, Herrn Dr. Grzimek, sowie Herrn Dr. Faust sei auch an dieser Stelle herzlich für ihr Entgegenkommen gedankt, mit dem sie diese Beobachtungen ermöglichten.

tarsale II faßte. Die Fußsohle wurde nicht angelegt, sondern stand waagerecht ab, und die Zehen waren entspannt. Der Hallux wurde also allein vom *M. adductor hallucis* so fest angepreßt, daß der Fuß für kurze Zeit einen großen Teil des Körpergewichtes tragen konnte, ohne abzugleiten. Nach Keith (1929) sollen ältere Gorillas die Greiffähigkeit des Hallux verlieren. Erwachsene Tiere konnte ich leider nie beobachten.

3. Im Stehen stützt der Gorilla die Hände auf die dorsalen Flächen der Mittelphalangen, die Füße stehen auf dem lateralen Fußrand und dem abgespreizten Hallux. Wegen der relativ größeren Länge der Arme ist der Rumpf halb aufgerichtet. Beim langsamen Gehen sind die einzelnen Schritte so kurz, daß der Fuß mit der ganzen Sohle aufgesetzt und auch wieder abgehoben wird. Der Fuß wird also nicht in der Weise wie beim Menschen abgerollt.

4. Beim „Galoppieren“ werden die Arme nach vorn geworfen, die Hände aufgesetzt, und der Rumpf schwingt mit angezogenen Beinen zwischen die aufgestemmtten Arme. Häufig steht die Rumpf-Längsachse so schräg zur Fortbewegungsrichtung, daß nur ein Fuß zwischen, der andere aber rechts oder links neben beide Hände gestellt wird. Nach meinen Beobachtungen können weder Schimpansen noch Gorillas weit springen.

#### a) Hüftgelenk

Der Gorilla hält das Hüftgelenk stets gebeugt und meist abduziert (vgl. S. 521). Infolge der annähernd frontalen Stellung der Darmbeinschaukeln kann die Beugemuskulatur noch uneingeschränkt auf den extrem abduzierten Schenkel wirken.

Der Oberschenkel kann am Bänderpräparat B, ebenso wie am lebenden Tier, gebeugt werden, bis er dem Bauch anliegt (Abb. 18). Aus dieser Stellung kann das Bein sowohl in Abduktion als auch in Adduktion gestreckt werden. Im letzteren Falle ist eine Streckung bis etwa  $120^\circ$  möglich (Abb. 18a). Im Intervall des Beugewinkels zwischen  $90^\circ$  und  $120^\circ$  kann der Oberschenkel so weit adduziert werden, bis er in einer Sagittalebene steht. In allen anderen Stellungen bleibt er wegen der Massenhemmung durch den Bauch stärker abduziert. Eine weitere Streckung ist wegen der hier eintretenden Bandhemmung (durch die Ligg. iliofemorale und ischiofemorale) mit einer zwangsläufigen Außenrotation verbunden und führt zu einer immer stärkeren Abduktion. In der Extremstellung schließen Körperachse und Oberschenkel einen Winkel von  $150^\circ$  ein.

Das Knie kann so weit nach außen gedreht werden, daß die Längsachse des Oberschenkels mit der Frontalebene einen Winkel von nur etwa  $10^\circ$  bildet. In dieser extremen Abduktion kann das Hüftgelenk noch immer frei gebeugt oder gestreckt werden. In

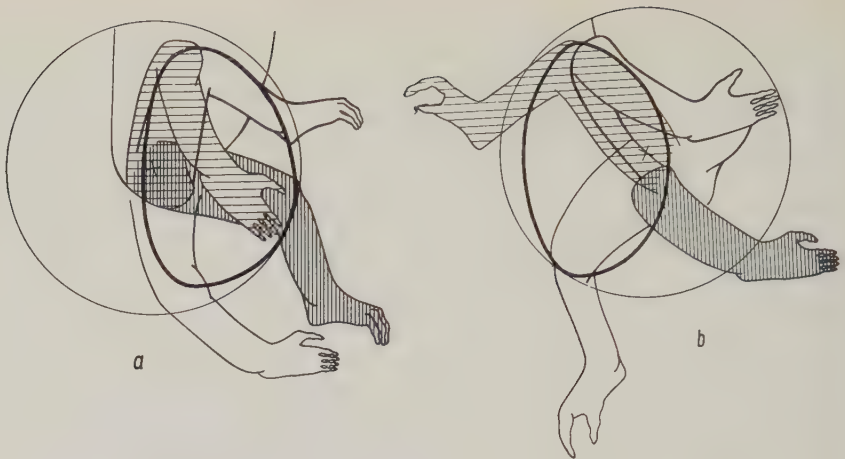


Abb. 18. Verkehrsraum des rechten Hüftgelenkes des jüngeren Tieres. In beiden Ansichten sind die gleichen vier Bewegungsphasen übereinander gezeichnet und durch verschiedene Schraffierung gegeneinander abgegrenzt. Das Kreuz + gibt die ungefähre Lage des Drehpunktes an. Der Kreis ist die Projektion der Bahnkugel in die Zeichenebene. Die Bahnkurve der Patella ist durch die breite Linie wiedergegeben.

a Ansicht von lateral.

b Ansicht von vorn.

Zur Bestimmung des Verkehrsraumes wurden die Muskeln, die auf das Hüftgelenk wirken, durchtrennt. Die Insuffizienz der zweigelenkigen Muskeln verursacht einige charakteristische Mitbewegungen des Knie- und Sprunggelenkes, die ebenfalls dargestellt wurden. Der besseren Übersicht wegen wurde der Umriss des unversehrten Beines gezeichnet (vgl. S. 518 ff.)

jeder beliebigen Stellung ist es möglich, das Femur um annähernd  $50^\circ$  zu rotieren. In den Endstellungen schlägt der Femurhals am Rande des Lig. acetabulare an. Die Beweglichkeit des Oberschenkels steht dadurch in Beziehung zu der flachen Form des Acetabulum. Abb. 18 zeigt die Bahnkurve des Hüftgelenkes von vorne und von der Seite. Es sind in beiden Zeichnungen die gleichen vier typischen Bewegungsphasen übereinander projiziert. Die oben beschriebene Bewegung führt die Patella an der Grenze des Verkehrsraumes des Hüftgelenkes entlang, der auf der Bahnkugel mit der breiten Linie eingezeichnet ist.

Innerhalb des stark umrandeten Feldes ist der Oberschenkel frei beweglich.

Die Bewegungen des Hüftgelenkes waren in jeder Richtung nur geringfügig behindert, solange die *Mm. gluteus minimus* (einschließlich der *Pars scansorica*), *adductor minimus*, *iliopsoas* sowie *obturatorii externus* und *internus* noch nicht durchschnitten waren.



Alle Bewegungen im Hüftgelenk lassen sich bekanntlich auf die drei Bewegungspaare Beugung — Streckung, Abduktion — Adduktion, Innenrotation — Außenrotation zurückführen. Im folgenden werden die Muskeln zusammengestellt, die die einzelnen Grundbewegungen ausführen.

Als *Beuger* wirken die Mm. iliopsoas, sartorius, obturatorii internus und externus, pectineus, adductor longus, tensor fasciae latae sowie der Teil des M. gluteus maximus, der dem zuletzt genannten Muskel benachbart ist. Die Pars scansorica beugt das Hüftgelenk ebenfalls. Sie greift mit einem wesentlich längeren Hebelarm am Femur an als der übrige M. gluteus minimus, und ihre Fasern besitzen demzufolge auch eine größere Hubhöhe als die des M. gluteus minimus im engeren Sinne.

Die Mm. obturatorii internus und externus und die Mm. pectineus und adductor longus werden unwirksam, wenn der Beugewinkel kleiner als 90 oder 100° ist, denn dann befindet sich ihr Ansatz in Höhe des Ursprungs. Eine weitere Beugung des Gelenkes dehnt diese Muskeln wieder. In dieser Stellung löst sie der M. iliopsoas ab und hebt das Bein weiter, bis der Oberschenkel am Bauch anliegt. Der M. rectus femoris hat nur eine geringe Beugewirkung auf das Hüftgelenk, weil er dicht am Rande des Acetabulum entspringt und deshalb nur einen kurzen Hebelarm besitzt.

Die gleichen Muskeln, die das Hüftgelenk *strecken*, richten bei aufgestelltem Fuß den Rumpf auf, weshalb diese Gruppe ein erheblich größeres Moment haben muß als die vorhergehende. Die wichtigste Funktion des M. gluteus medius besteht darin, das Bein zu strecken, wie aus der Lage der Sehne dieses Muskels zum Hüftgelenksdrehpunkt zu erkennen ist (vgl. S. 449 ff., 520).

Der M. adductor brevis und das Caput breve des M. adductor magnus inserieren nicht an der medialen, sondern an der dorsalen Fläche des Femur. Ihre Funktion besteht nicht nur in einer Adduktion, sondern sie bilden gemeinsam mit dem Caput longum des M. adductor magnus und der Pars ischio-femoralis des M. gluteus maximus eine mächtige Muskelschlinge, die das Hüftgelenk streckt. Die Adduktions- und Abduktionskomponenten der beteiligten Muskeln heben sich gegenseitig auf.

Als Strecker wirken ferner die Mm. semitendinosus, semimembranosus und das Caput longum des M. biceps femoris.

Die Mm. adductor longus und pectineus strecken das Hüftgelenk aus einer extrem gebeugten Haltung bis zu einem Beugewinkel von

etwa 90° (vgl. unten). In dieser Stellung ist die Distanz zwischen Ursprung und Ansatz des Muskels am kürzesten.

Da der Gorilla das Hüftgelenk nicht vollständig durchstrecken kann, *abduziert* er das Femur stets bei mehr oder weniger gebeugtem Hüftgelenk. — Beim Menschen dagegen hat die, wenn auch geringe, Abduzierbarkeit des Oberschenkels bei gestrecktem Hüftgelenk für das bipede Gehen eine erhebliche Bedeutung.

Die Mm. gluteus maximus, gluteus medius, gluteus minimus, piriformis, obturatorii externus und internus sowie sartorius haben ein mehr oder weniger großes Abduktionsmoment.

Die Muskeln der Adduktorengruppe einschließlich des M. gracilis *adduzieren* das Bein. Der M. gracilis wirkt nur mit einem geringen resultierenden Moment auf das Hüftgelenk, weil sein Ursprung zum Teil kranial, zum Teil kaudal vom Drehpunkt liegt. Daher müssen sich seine Beuge- und Streckkomponenten gegenseitig aufheben. Zudem ist sein Hebelarm sehr kurz; der Muskel ist vor allem ein Beuger des Unterschenkels.

Der M. tensor fasciae latae, der kraniale Teil des M. gluteus maximus und die Pars scansorica des M. gluteus minimus haben eine *einwärts rotierende* Komponente, weil ihre Wirkungslinien vor der mechanischen Achse des Femur liegen und die Muskeln lateral von ihr am Femur ansetzen.

Die Mm. obturatorii externus und internus sowie der M. quadratus femoris *rotieren auswärts*, weil sie, von dorsal her kommend, ebenfalls lateral der mechanischen Femurachse angreifen. Auch der M. sartorius rotiert den Oberschenkel geringfügig nach außen, weil er die mediale Fläche der Tibia der Spina iliaca anterior inferior nähert.

Die Wirkung der Hüftmuskeln ist vielfach von der Stellung des Gelenkes abhängig, so bei den Mm. adductor longus und pectineus, die je nach der Stellung sowohl beugen als auch strecken können (vgl. oben). Kompliziert ist auch die Funktion des M. gluteus medius. Dieser Muskel streckt vor allem (vgl. S. 519). Gleichzeitig abduziert und rotiert er den Oberschenkel geringfügig auswärts. Ist das Bein aber gebeugt und wird die Streckwirkung des M. gluteus medius durch andere Muskeln bzw. durch das Körpergewicht kompensiert, so liegt seine Wirkungslinie weit lateral von der mechanischen Femurachse, so daß er mit einem großen Moment einwärts rotiert.

Diese Angaben stimmen mit den knappen Feststellungen von Duvernoy über die Funktion der Muskeln überein.

Nach Raven ist der *M. gluteus minimus* überwiegend Auswärtsrotator. Diese theoretischen Beschreibungen werden durch Beobachtungen lebender Tiere ergänzt.

Bereits in dem Beispiel 1 für die Fortbewegungsweise des Gorillas (Klettern am Gitter) ist die Tatsache hervorgehoben worden, daß der Oberschenkel beim Klettern stark abduziert wird. Wenn das Hüftgelenk diese Abduktion nicht zuließe, so müßte der Körper beim Strecken des Beines um die Femurlänge vom Gitter entfernt werden. Dadurch würde der Hebelarm und damit auch das Moment des Körpergewichtes relativ groß. Die Muskelkraft der Zehenbeuger könnte unter Umständen nicht ausreichen, um die Zehen gegen das Moment des Körpergewichtes gekrümmt zu halten. Durch die Abduktion des Beines aber wird das Moment des Körpergewichtes verringert, und das Tier spart Kraft. Außerdem können durch diese Verringerung des Moments auch Gegenstände relativ geringer Festigkeit, wie z. B. dünnere Stämme, erklettert werden.

Bei der quadrupeden Fortbewegung auf ebener Erde ist das Bein dagegen stärker adduziert. Der Oberschenkel wird vorwiegend in dem Intervall des Beugewinkels bewegt, in dem er maximal adduziert werden kann (vgl. S. 517).

Es ist dem Gorilla (und ebenso dem Schimpansen) unmöglich, das Hüftgelenk vollständig zu strecken; allerdings bestehen hier individuelle Unterschiede. Beide Menschenaffen vermögen sich ohne Anstrengung auf die Hinterbeine zu erheben und in dieser Haltung zu gehen. Dabei halten sie die Knie stark gebeugt. Viele Schimpansen können ihr Kniegelenk in jeder anderen Haltung vollständig strecken. Auch sie stehen aber, wenn sie sich aufgerichtet haben, in der typischen Kniebeuge.

J. E. Hill hat beobachtet (in Raven 1950), daß Gorillas beim Laufen zwar das unbelastete Bein gerade gestreckt vorwärts setzen können. Ist der Fuß aber aufgestellt und trägt das Bein das Körpergewicht, so wird gleichzeitig das Knie gebeugt. Diese Beobachtung am Gorilla entspricht den Verhältnissen, wie sie oben für den Schimpansen beschrieben worden sind. Der Grund zu diesem Verhalten scheint in einer Streckhemmung des Hüftgelenkes zu liegen. Bei näherer Betrachtung zeigt sich jedoch, daß das Femur in der leicht vorgehobenen Stellung eine geringere Biegebeanspruchung erfährt als in einer senkrechten (Kummer).

#### b) Kniegelenk

Die Bewegungsfähigkeit des Kniegelenkes wurde am Bänderpräparat C festgestellt. Die Gelenke dieses Tieres waren etwas weniger beweglich als diejenigen des kleineren Tieres B.

Das Kniegelenk kann bis zu einem Beugewinkel von  $15^\circ$  gebeugt und bis etwa  $150^\circ$  gestreckt werden (Präparat B bis etwa  $165^\circ$ )

(Abb. 19a und c). Am lebenden Tier berührt bei maximal gebeugtem Bein die Ferse das Tuber ischiadicum, am Bänderpräparat verhindert das Lig. cruciatum posterius die weitere Beugung.

Die Streckung wird durch die Kreuz- und Seitenbänder eingeschränkt. In der Endstellung (150 bis 165°) befindet sich die Patella in Höhe des proximalen Randes der überknorpelten Gelenkfläche des Femur. Bei einer Streckung bis 180° würde sie die Gelenkfläche verlassen.

Auf die physiologische O-Bein-Stellung der Pongiden ist schon mehrfach hingewiesen worden (Schwalbe, van Westrienen, Aeby, Weidenreich).

Nach van Westrienen gestattet die Krümmung der Femurcondylen keine Feststellung des Knies in gestrecktem Zustand. Die gleiche Autorin fand im Gegensatz zu dem unten aufgeführten Befund an Tier C, daß die Seitenbänder auch bei gestrecktem Kniegelenk noch locker genug sind, um Rotationen zuzulassen.

Bei Ansicht von vorne bilden Femur und Tibia bei maximaler Streckung einen nach medial offenen Winkel von etwa 170° (Tier B) oder 173° (Tier C) (Abb. 19b).

Eine Rotation wird bei maximal gestrecktem Knie durch die Spannung der Kreuz- und Seitenbänder unmöglich gemacht. Wird das Kniegelenk aber gebeugt und werden dadurch die Bänder gelockert, so geht die Rotation in eine mit zunehmender Beugung immer deutlicher werdende Schlotterbewegung über. Diese Bewegung besteht in einer Schwenkung des Unterschenkels um eine Achse, die senkrecht zur Längsachse der Tibia verläuft. Bei maximaler Beugung des Kniegelenkes sind Ausschläge von insgesamt etwa 15° möglich. Um die Rotationsfähigkeit im Kniegelenk zu prüfen, wurde der Unterschenkel festgehalten und das Kniegelenk zu einem rechten Winkel gebeugt. In dieser Stellung zeigten die Schwenkungen des Femur um die Längsachse des Unterschenkels die Bewegungsausschläge an. Der Winkel zwischen extremer Außen- und Innenrotation beträgt 35° (Abb. 19d).

Als *Strecker* des Kniegelenkes wirkt der M. quadriceps. Die verschiedene Verlaufsrichtung der Einzelmuskeln ermöglicht einmal, daß die mächtige Muskelmasse an einem Punkt angreift, zweitens wird dadurch die Patella so geführt, daß sie nicht seitlich abweichen kann. Hier dürften beim Gorilla ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie sie Kiesselbach für den Menschen dargestellt hat. Am Präparat besteht z. B. kein Unterschied in der Bewegung des



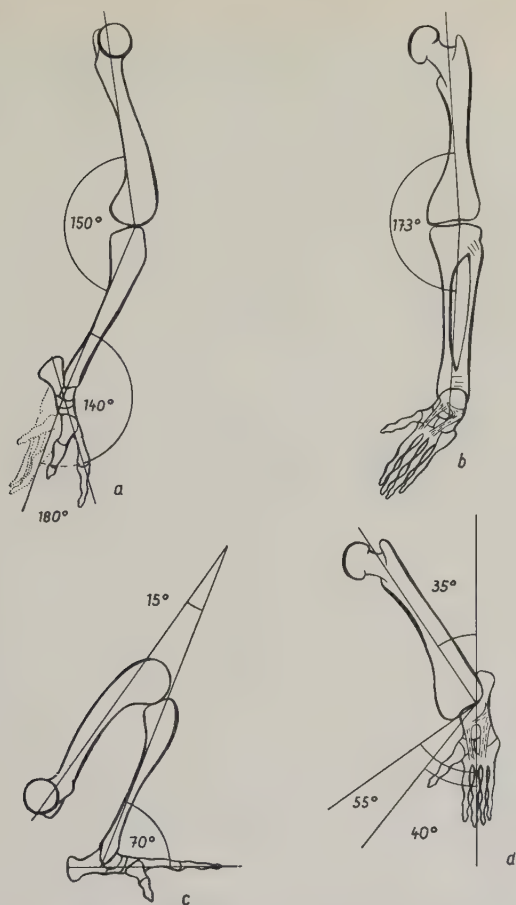


Abb. 19. Schema der Bewegungsausschläge in Knie- und Sprunggelenk. Bänderpräparat vom linken Bein des älteren Tieres.

a Maximale Streckung in Knie- und Sprunggelenk. Die Stellung des Fußes nach Supination ist durch den punktierten Umriß bezeichnet.

b Gestrecktes Bein von vorn, Fuß in natürlicher, entspannter Stellung.

c Maximale Beugung in Knie- und Sprunggelenk.

d Rotationsfähigkeit des rechtwinklig gebeugten Knie- und Sprunggelenkes bei fixiertem Unterschenkel. Der kleinere Adduktionswinkel von 40° gilt für den pronierten, der größere Adduktionswinkel von 55° für den supinierten Fuß

Unterschenkels, wenn entweder der *M. vastus lateralis* oder der *M. vastus medialis* verkürzt wird.

Die *Mm. vasti* wurden voneinander getrennt, jedoch am Ursprung nicht vom Femur abgelöst. In diesem Zustand konnte man an jedem der isolierten Muskeln ziehen.

Die Pars ischiofemoralis des *M. gluteus maximus* und der *M. vastus lateralis* bilden eine vasto-glutaeale Muskelschlinge im Sinne von Kiesselbach; eine vasto-adduktorielle Muskelschlinge, wie sie beim Menschen ausgebildet ist, fehlt dagegen.

Die *Beugemuskulatur* besteht aus einer lateralen (beide Köpfe des *M. biceps femoris*) und einer medialen Gruppe (*Mm. gracilis, sartorius, semitendinosus* und *semimembranosus*). Durch die permanente Beugstellung des Kniegelenkes greifen die *Mm. sartorius, gracilis, semitendinosus* und das *Caput breve* des *M. biceps femoris* stets unter einem langen Hebelarm an. Dagegen sind die Hebelarme des *M. semimembranosus* und des langen Bicepskopfes bei gestrecktem Kniegelenk relativ kurz und werden erst bei zunehmender Beugung des Gelenkes länger. Diese beiden Muskeln greifen als kräftige *Rotatoren* wie ein Paar Zügel unterhalb der Condylen der Tibia an (Abb. 5). Die drei Muskeln, deren Ansätze den *Pes anserinus* bilden, haben dagegen, wie der Versuch zeigt, keine nennenswerte Rotationskomponente. Aus der Stellung der Gelenkflächen der Tibia, aus der Lage der Kreuzbänder und aus dem Verhalten im Versuch kann man vermuten, daß die Rotationsachse des Unterschenkels in der Nähe der Längsachse der Tibia verläuft. Vorausgesetzt, daß diese Annahme zutrifft, ist auch keine Rotationswirkung der zuletzt genannten Muskeln zu erwarten. Ihre Insertionen liegen in unmittelbarer Nähe der Rotationsachse. Das *Lig. collaterale tibiale*, das ihnen als *Hypomochlion* dient, ist ebenfalls nicht weit von der Rotationsachse entfernt.

Beim lebenden Gorilla ist eine Beugung im Kniegelenk immer mit einer Beugung im Hüftgelenk verbunden. Daher ist die ischio-crurale Muskulatur stets mehr oder weniger gedehnt. Am Präparat erweist sich, daß die passive Insuffizienz dieser Muskeln eine Streckung des Knies bei gebeugtem Hüftgelenk nicht zuläßt.

Einige Autoren erwähnen, daß eine Streckung im Kniegelenk durch die passive Insuffizienz der ischio-cruralen Muskulatur und des *M. gastrocnemius* verhindert oder erschwert werde, ohne eine Bemerkung darüber, für welche Stellung des Hüftgelenkes diese Angabe zutreffen soll (Duvernoy, Bischoff, Pira, van Westrienen). Beim Gorilla sind die Beuger des Kniegelenkes insgesamt etwa ebenso schwer wie der *M. quadriceps femoris*. Durch die Technik des Kletterns (s. S. 516) wird es notwendig, daß in bestimmten Phasen das Körpergewicht durch die Beugemuskulatur gehoben wird.

Der *M. popliteus* ist ein Innenrotator. Er übt keine Beugewirkung aus, sondern entlastet bei gebeugtem Knie die Bänder.

Die Tatsache, daß der *M. gracilis* vor allem als ein Beuger des Unterschenkels wirkt, haben schon Duvernoy, Macalister und Raven (1950) hervorgehoben.

Einer Bemerkung von Grunewald zufolge besitzen die Unterschenkelknochen des Gorillas ein geringes Widerstandsmoment gegen Biegebeanspruchungen in sagittaler Ebene, dagegen ein relativ großes Widerstandsmoment gegen Biegebeanspruchungen in frontaler Ebene.

### c) Fuß- und Zehengelenke

Der Fuß ist bei allen Menschenaffen immer mehr oder weniger adduziert und supiniert. Weidenreich betrachtet das als eine Anpassung an die arboricole Lebensweise. Auch am Boden stehen die Tiere in Supinationsstellung auf dem lateralen Fußrand, während der mediale Fußrand etwas von der Unterlage abgehoben ist. In der Querschnittsebene bilden die Tarsalia zusammen mit dem abgespreizten Hallux eine Bogenkonstruktion (Abb. 20a).

Das Fußgewölbe des Schimpansen ist vielleicht infolge der größeren Beweglichkeit des Halluxgrundgelenkes weniger tragfähig als beim Gorilla. Dagegen scheinen die Verhältnisse beim Orang und Gibbon, abgesehen von der größeren Länge der Zehen, ähnlich zu sein wie beim Gorilla. Leider fehlt in der Arbeit von Straus jeder Hinweis auf die Konstruktion der Fußwölbung beim Berggorilla (vgl. S. 553 f.).

Auf festem, ebenem Boden wird der Fuß auf folgende Punkte aufgestützt:

	Basis ossis metatarsalis V	Cap. ossis metatarsalis V
		Cap. ossis metatarsalis IV
Tuber calcanei		Cap. ossis metatarsalis III
		Cap. ossis metatarsalis II
	Cap. ossis metatarsalis I	

Die Basis des 5. und das Capitulum des 1. Metatarsale dienen vor allem als seitliche Verstrebungen, von denen jeweils nur eine voll belastet wird.

Die im folgenden angegebenen Winkel sind am Bänderpräparat C bestimmt worden.

Der Fuß kann so weit dorsalflektiert werden, daß die Längsachse der Tibia mit der Längsachse des 2. Strahles einen Winkel von  $70^\circ$  bildet. In dieser Endstellung ist der Fuß zwangsläufig etwas proniert. Dagegen ist die größtmögliche Plantarflexion in Supinations- und Pronationsstellung des Fußes unterschiedlich. Bei Supination ist eine Plantarflexion bis zu einem Winkel von  $180^\circ$  möglich, bei Pronation dagegen nur bis  $145^\circ$  (Abb. 19a).

In extrem dorsalflektierter Stellung des Sprunggelenkes sind die Seitenbänder, also die Ligg. deltoideum und collaterale fibulare, ge-

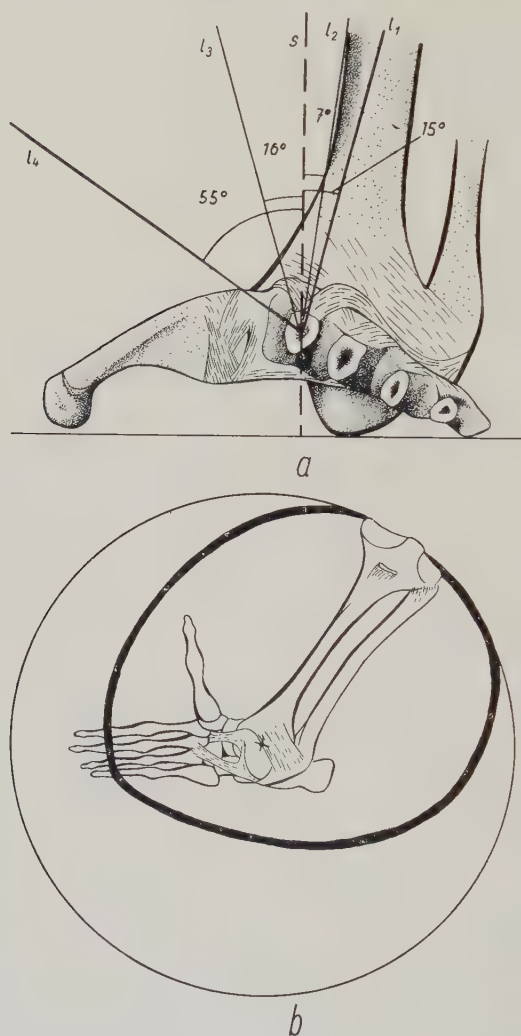


Abb. 20. Bewegungsmöglichkeiten der Sprunggelenke. Bänderpräparat vom linken Bein des älteren Tieres. Der Fuß ist in natürlicher Haltung aufgestellt und der Unterschenkel wird geschwenkt.

a Ansicht von vorn, die lateralen Metatarsalia sind durchschnitten, Tibia und Fibula in extremer Pronationsstellung. Die Drehachse verläuft durch den zweiten Strahl. Die durchbrochene Linie  $s$  steht senkrecht auf der Unterlage, die Linien  $l_1$  bis  $l_4$  verbinden den Drehpunkt mit der Tuberositas tibiae und bezeichnen die verschiedenen Stellungen des Unterschenkels (vgl. S. 527).

b Ansicht von oben. Der Kreis ist die Projektion der Bahnkugel in die Zeichenebene, die breite Linie ist die Bahnkurve der Eminencia intercondylaris



spannt und die Trochlea tali füllt die Malleolengabel aus. Deshalb ist eine Adduktion oder Abduktion des Fußes in dieser Stellung unmöglich.

Bei leicht gestrecktem Sprunggelenk kann der Fuß abduziert werden, bis die Längsachse des 3. Strahles parallel zur Längsachse des Femur verläuft, wenn der Unterschenkel gleichzeitig extrem auswärts rotiert ist. Ist er jedoch (wie in Abb. 19d) extrem einwärts rotiert, so bilden das Femur und der 3. Strahl einen Winkel von  $145^\circ$ . Bei fixiertem Unterschenkel kann jetzt der Fuß adduziert werden, bis er um  $40^\circ$ , nach Supination sogar um  $55^\circ$  von der Ausgangsstellung abweicht (Abb. 19d). In Abb. 20a steht der Fuß in natürlicher Haltung auf einer ebenen Unterlage. Abb. 20b zeigt die Bahnkurve der Eminentia intercondylaris tibiae, wenn der Unterschenkel an den Grenzen seines Verkehrsraumes entlang geführt wird. Aus der Darstellung geht hervor, daß die Rotationsfähigkeit mit zunehmender Dorsalflexion des Fußes abnimmt (s. S. 525). Von vorne betrachtet, zeigt die Schwenkung der Tibia die Rotationsfähigkeit des Fußes an (Abb. 20a). Die Drehachse für die Rotationen fällt mit der Längsachse des 2. Strahles zusammen. Die Tibia denke man sich auf eine Gerade reduziert, die die Drehachse mit der Tuberositas tibiae verbindet (ausgezogene Linien). Die Winkel sind auf eine Vertikale bezogen, die durch die Mitte des 2. Strahles geht (gestrichelte Linie). In extremer Pronationsstellung weicht die Tibiaachse um  $15^\circ$  nach lateral von der Vertikalen ab. Die Basis des Metatarsale V ist an den Boden gepreßt, der Kopf des Metatarsale I liegt nur lose auf (Abb. 20a). Der Hallux kann noch adduziert werden. Die Adduktion des Hallux wird unmöglich, wenn die Tibiaachse mit der Vertikalen einen Winkel von  $7^\circ$  bildet. Das Capitulum ossis metatarsalis I ist jetzt fest an den Boden gedrückt, die Basis des Metatarsale V wird geringer belastet. Wenn die Tibiaachse um  $16^\circ$  nach medial von der Vertikalen abweicht, liegt die Basis des Metatarsale V nur noch locker auf. In extremer Supination bildet die Tibiaachse mit der Vertikalen einen Winkel von  $55^\circ$ .

Bei einem Beugewinkel von  $75^\circ$  kann der Fuß nur so weit proniert werden, bis die Tibiaachse vertikal steht. Der größtmögliche Supinationswinkel beträgt dann  $35^\circ$  (vgl. S. 525, 527).

Die übrigen Intertarsalgelenke erlauben nur geringfügige Wackelbewegungen, die am Fuße des kleineren Tieres B noch wesentlich deutlicher sind als bei dem größeren Tier C.

Die Bewegungsmöglichkeiten der Gelenke am Fuß sind von Hafferl ausführlich dargestellt worden. Die hier wiedergegebenen Beobachtungen stimmen mit seinen Befunden im allgemeinen gut überein. Er überschätzt allerdings die Bedeutung der Bewegungen im „Chopartschen Gelenk“.

Die passive Insuffizienz des *M. gastrocnemius* erlaubt dem Gorilla nicht, den Fuß bei maximal gestrecktem Bein stark nach dorsal zu flektieren. Die Fasern dieses Muskels sind sehr viel länger als die des mit ihm verwachsenen *M. soleus*. Trotzdem haben beide Muskeln annähernd gleiche Hubhöhen, da der *M. soleus* einen relativ großen Fiederungswinkel besitzt. Die Kontraktion des *M. triceps* kann sowohl mit einer Adduktion als auch mit einer Abduktion verbunden sein, jedoch scheint das Adduktionsmoment zu überwiegen. Die *Plantarflexion* kann aktiv ausgeführt werden, bis die Bänder jede weitere Streckung verhindern. Der *M. tibialis posterior* ist ebenfalls ein wirksamer Strecker des Fußes.

Der stärkste *Dorsalflexor* ist der *M. tibialis anterior*. Er wird von den *Mm. extensor digitorum longus*, *extensor hallucis longus*, *peroneus brevis* und *peroneus longus* unterstützt. Bei einem Beugewinkel von 80 bis 85° liegen die Insertionen des *M. extensor digitorum longus*, das *Lig. cruciatum* (als *Hypomochlion*) und der Drehpunkt des Talocruralgelenkes auf einer Linie; deshalb wird der Muskel in dieser Stellung wirkungslos. Die *Mm. tibiales anterior* und *posterior adduzieren* den Fuß, werden aber vor Erreichen der Endstellung aktiv insuffizient.

Die *Mm. peronaei brevis* und *longus* sowie *extensor hallucis longus adduzieren* den Fuß. Ihre Wirkung ist bei Belastung des supinierten Fußes von besonderer Bedeutung, da sie eine unphysiologische, passive Adduktion verhindern.

Die *Supination* wird durch die *Mm. tibialis anterior*, *extensor hallucis longus* und *tibialis posterior* bewirkt. Allerdings verliert der zuletzt genannte Muskel das Supinationsmoment bei starker Dorsalflexion (Beugewinkel kleiner als 80°), weil die Sehne in dieser Stellung in unmittelbarer Nähe der Supinationsachse verläuft.

Die Achillessehne inseriert dicht an der Supinationsachse des Fußes, damit hat der *M. triceps surae* ein geringeres Supinationsmoment als beim Menschen, was sich auch durch Versuche am Bänderpräparat feststellen läßt.

Die *Mm. peronaei brevis* und *longus* sowie *extensor digitorum longus pronieren* den Fuß. Beide Bewegungen, Supination und Pronation, können passiv noch etwas weiter geführt werden.

Die beiden langen Beuger der Zehen strecken das Sprunggelenk nur mit einem sehr geringen Moment, denn die Sehnen laufen nahe an der Drehachse des Gelenkes vorbei und haben daher einen kurzen Hebelarm.

Diese Befunde stimmen mit der Mitteilung von Duvernoy und im wesentlichen auch von Hafferl überein (vgl. S. 528).

Die lateralen Metatarsalia sind mit den Tarsalia so fest verbunden, daß nur geringe Bewegungen möglich sind. Bei Tier C war das Metatarsale II, bei Tier B die Metatarsalia II und III starr mit der Fußwurzel verbunden. Die übrigen Metatarsalia können am Bänderpräparat C um  $10^\circ$  nach dorsal und um etwa  $15^\circ$  nach plantar gebeugt werden. Sie sind bei Tier B noch etwas beweglicher. Die Metatarsalia IV und V können bei beiden Tieren um weniger als  $5^\circ$  vom 3. Strahl abduziert werden.

Der Mittelfußknochen des Hallux kann abduziert werden, bis er rechtwinklig vom 2. Strahl abgespreizt ist. Das Maximum der Adduktion liegt bei einem Winkel von  $35^\circ$  (Tier B) oder  $25^\circ$  (Tier C). Andere Bewegungen sind nicht möglich. Die Achse des Grundgelenkes steht nicht senkrecht zur Längsachse des Fußes, sondern ist etwas nach vorne (zehenwärts) geneigt (s. S. 514). Das hat zur Folge, daß der adduzierte Hallux gleichzeitig opponiert ist und daß er nur dann adduziert werden kann, wenn er eine gewisse Freiheit von der Unterlage hat (s. S. 527). Trägt aber der aufgestellte Fuß einen Teil des Körpergewichtes, so muß der Hallux reponiert und damit auch abduziert werden (vgl. S. 534).

Beobachtungen lebender Gorillas zeigen, daß der Hallux in jeder Phase des Schreitens abduziert gehalten wird (Aufnahmen von Grzimek in Fiedler, *Primatologia* I; Filmaufnahmen von Kälin, 1959). J. E. Hill beobachtete ein Tier, das die große Zehe zunächst adduziert hielt und erst abspreizte, wenn der Fuß das Körpergewicht übernahm (in Raven, 1950). Im Gegensatz zu allen Beobachtungen gingen Forster, Gregory und Morton bei ihren Deduktionen von der unbegründeten Voraussetzung aus, daß das Gewicht den Hallux adduziert.

Das Metatarsale I erscheint derart um seine Längsachse verdreht, daß die Bewegungsachse des Grundgelenkes mit der Achse des Metatarso-Phalangeal-Gelenkes einen Winkel von etwa  $40^\circ$  bildet. Dieser Wert gilt für das Bänderpräparat C. Aeby hat den gleichen Winkel an einem Skelett mit  $30^\circ$  bestimmt. Durch diese Torsion wird die Plantarfläche der großen Zehe in abduziertem Zu-

stand dem Boden zugekehrt, in adduziertem Zustand aber fibularwärts gewendet.

Morton (1922) machte darauf aufmerksam, daß auch die lateralen Metatarsalia in sich verdreht sind, jedoch in entgegengesetzter Richtung. Das Maß der Torsion variiert zwischen  $10^\circ$  und  $45^\circ$ . Nach Messungen an drei verschiedenen alten Individuen soll die Torsion aller Metatarsalia mit zunehmendem Alter geringer werden. Morton versucht, den Menschenfuß von einem „gorilloiden“ Fuß abzuleiten. Seine Abbildungen zeigen allerdings die Mittelfußknochen nicht in ihrer natürlichen Lage, sondern einander parallel und mit zu großen Abständen. Dadurch werden seine Ableitungen fragwürdig.

Das *Metatarso-Phalangeal-Gelenk* des Hallux erlaubt nur Scharnierbewegungen. Es kann bei Tier C bis zu einem Winkel von  $100^\circ$  gebeugt und bis  $210^\circ$  gestreckt werden.

Die *lateralen Metatarso-Phalangeal-Gelenke* haben nicht nur in der Form, sondern auch hinsichtlich des Bewegungsspielraumes große Ähnlichkeit mit den gleichen Gelenken an der Hand des Menschen. Die Grundglieder sind durch Interdigitalmembranen verbunden, und die Zehen können deshalb nur gemeinsam bewegt werden. Die geringste Freiheit hat die 3. Zehe, die 5. Zehe ist dagegen die beweglichste.

Die Zehen können aus der Streckstellung um  $20$  bis  $45^\circ$  nach dorsal und um mehr als  $90^\circ$  nach plantar flektiert werden. Wenn die Zehen gestreckt und die Seitenbänder dadurch gespannt sind, ist es nicht möglich, die Zehen zu adduzieren oder zu abduzieren. Sowohl in Dorsal- als auch in Plantarflexion können sie nach beiden Seiten um  $15$  bis  $30^\circ$  nach tibial oder fibular abgelenkt werden.

Die proximalen *Interphalangealgelenke* der lateralen Zehen kann das Tier gerade strecken und bis auf  $50$  oder  $90^\circ$  beugen. Die Grundgelenke der Endphalangen erlauben jedoch nur eine Beugung bis auf  $100$  bis  $120^\circ$ . Der letzte Wert gilt auch für den Hallux. Die Zehen sind bei dorsal flektiertem Fuß meist leicht gebeugt, weil die langen Beuger in dieser Stellung passiv insuffizient werden.

Der M. *extensor digitorum longus* *streckt* alle lateralen Zehen gemeinsam. Der M. *extensor digitorum brevis* kann jedoch jede Zehe einzeln strecken. Er hat zusätzlich ein geringes *Abduktionsmoment*. Die Grundphalanx des Hallux wird vom M. *extensor hallucis brevis* gestreckt, jedoch nicht abduziert. Der M. *extensor hallucis longus* dagegen *streckt* nicht nur die Endphalanx, sondern abduziert auch das Metatarsale.



Dieselbe Beobachtung machten auch Rotschuh und Hepburn. Pira bemerkte, daß die Extension des Hallux immer von einer Abduktion begleitet ist. Die Befunde von Hafferl weichen in einigen Punkten etwas ab (s. S. 533).

Eine Nebenwirkung des *M. peroneus longus* besteht in einer *Adduktion des Hallux*. Seine Kontraktion verhindert auch eine passive Dorsalflexion des Metatarsale. Bei aufgestelltem Fuß entlastet dieser Muskel die Bänder der Fußsohle und hält den Unterschenkel aufrecht.

Die Adduktionswirkung des *M. peroneus longus* ist auch von Duvernoy beobachtet worden. Nach Rotschuh „beugt und opponiert“ er den ersten Strahl. Hafferl bezeichnet seine Wirkung als Opposition.

Als *Zehenbeuger* wirkt eine größere Gruppe von Muskeln, nämlich die beiden langen Flexoren, die zwei Köpfe des *M. flexor digitorum brevis* und die *Mm. lumbricales*. Schon Duvernoy und Rotschuh haben auf die gemeinsame Wirkung dieser Muskeln aufmerksam gemacht.

Die Sehnen der beiden langen Beuger sind in der Mehrzahl aller Fälle miteinander verwachsen. Diese Tatsache legt die Vermutung nahe, daß beide Muskeln immer gemeinsam wirken. Ihre Kontraktion krümmt alle fünf Zehen. Die Sehne des *M. flexor fibularis*, die am Hallux inseriert, schneidet die Bewegungsachse des Grundgelenkes und hat deshalb keinerlei Adduktionsmoment. Das *Caput profundum* des *M. flexor digitorum brevis* entspringt auf der Sehne des *M. flexor tibialis*. Wegen der Kürze seiner Fasern beugt der Muskel durch passive Insuffizienz auch dann die Grundphalangen, wenn nicht er, sondern der *M. flexor tibialis* verkürzt wird. Bei acht unter neunzehn Tieren ist das *Caput superficiale* mit dem *Caput profundum* verwachsen. Zumindest bei diesen Tieren müssen beide Köpfe gemeinsam wirken. Wenn ein *M. quadratus plantae* vorhanden ist, unterstützt er die Kontraktion des *M. flexor tibialis* wie ein plantarer Kopf dieses Muskels. Er hat jedoch keine funktionelle Bedeutung für das Fußgewölbe. Die Beugewirkung der *Mm. lumbricales* ist in gleicher Weise mit der Kontraktion der tiefen Flexoren verbunden wie die des *Caput profundum*. Daneben adduzieren sie die gestreckten Zehen etwas. Wenn die Beuger entspannt sind, können die *Mm. lumbricales* die Interphalangealgelenke strecken. Sie wirken dabei gleichzeitig der Abduktionskomponente des *M. extensor digitorum brevis* entgegen.

Die gesamte Beugemuskulatur ist so angeordnet, daß kein Muskel aktiv insuffizient werden kann: Die Hubhöhe der langen Beuger

dürfte auch bei plantarflektiertem Fuß ausreichen, um die Zehen aktiv zu krümmen. Das Caput superficiale hat ebenfalls eine beträchtliche Hubhöhe; die kurzen Fasern des Caput profundum und die Mm. lumbricales besitzen einen beweglichen Ursprung. Beobachtungen an lebenden Tieren zeigen tatsächlich, daß die Zehen in jeder Stellung des Fußes aktiv gebeugt werden können, bis die Plantarflächen der Zehenglieder einander berühren. Die Tiere können also auch den Fuß zu einer „Faust“ schließen.

Der M. abductor digiti V ist ein starker Beuger mit einem Abduktionsmoment. Wenn der Gorilla den vorderen Teil des Fußes belastet, so wird die 5. Zehe infolge der permanenten Supinationsstellung des Fußes nach medial gedrängt. Der M. abductor digiti V und die Pars metatarsalis V verhindern diese Bewegung.

Der M. abductor hallucis *abduziert* nicht nur den Hallux, sondern beugt auch die Grundphalanx etwas. Der M. adductor hallucis beugt ebenfalls beide Phalangen. Die Beugewirkung beider Muskeln sichert die große Zehe gegen eine unphysiologische, passive Dorsalflexion und entlastet gleichzeitig beim normalen Stehen die Bänder des Metatarso-Phalangeal-Gelenkes. Der M. adductor hallucis ersetzt den kurzen Beuger fast vollständig.

Die Reste des M. flexor brevis hallucis und der M. opponens hallucis dienen, soweit sie ausgebildet sind, der Feineinstellung der großen Zehe beim Greifen.

Ebenso führen die Mm. flexor brevis digiti V, opponens digiti V und interossei feine Stellungsänderungen der Zehen aus, die beim Greifen von Bedeutung sind.

Die Bewegungsmöglichkeiten des Fußes hängen mit der Art und Weise des Greifens zusammen (s. S. 516 f.). Sehr kleine Gegenstände ergreift das Tier nicht mit dem Fuß, sondern mit der Hand. Der Fuß steht fast ausschließlich im Dienst der Fortbewegung.

Die Koppelung der Zehenbeuger zu einer Funktionsgruppe zeigt, daß der Gorilla mit den Zehen zwar sehr kräftige, aber keine differenzierten und präzisen Bewegungen ausführen kann (vgl. Pira). Die hier mitgeteilten Beobachtungen über die Muskulatur der Zehen stimmen in allen wesentlichen Punkten mit den Befunden von Duvernoy überein. Die Ausführungen über die Funktion der Muskeln in der Arbeit von Hafferl lassen nicht genau erkennen, auf welchen Pongiden sie sich beziehen. Unter der Voraussetzung, daß sie auch für den Gorilla gelten sollen, bestehen einige wesentliche Unterschiede zwischen meinen Befunden und den Ergebnissen Hafferls. Der Autor überschätzt, wie bereits erwähnt, die Bedeutung der Bewegungen der Intertarsalgelenke, vor allem des „Chopartschen Gelenkes“. Er betont ferner die Abduktionswirkung des M. tibialis anterior und des M. extensor hallucis

brevis auf das Metatarsale I. Nach meinen Beobachtungen fehlt die Abduktionswirkung überhaupt. Der *M. tibialis* inseriert normalerweise nur am Naviculare und am Cuneiforme mediale, nur in Ausnahmefällen an der Basis des Metatarsale. Deshalb kann er dieses im Regelfall nicht abduzieren. Der *M. extensor brevis* schneidet die Bewegungsachse des Grundgelenkes an der dorsalen Seite ebenso, wie der *M. flexor fibularis* an der plantaren Seite des Fußes. Dagegen schreibt Hafferl dem *M. abductor hallucis* nur eine sehr geringe Wirkung zu. Schließlich verkennt er die Bedeutung des *M. adductor hallucis* vollständig.

Lucas und Weidenreich wiesen darauf hin, daß die Grundphalangen der lateralen Zehen im Gegensatz zu denen des Menschen keine größeren Dorsalflexionen zulassen. In Ausnahmefällen kann man sehen, daß die Zehen, ebenso wie die Finger, beim Gehen auf ebener Erde gekrümmt und mit den Dorsalflächen der Mittelphalangen aufgesetzt werden. Häufiger ist dieses Verhalten bei Schimpansen, die ihre (längeren) Zehen zumeist leicht gebogen halten. Die kurzen Zehen des Gorillas liegen dagegen meist platt auf. Die Unfähigkeit zu stärkerer Dorsalflexion der Zehen und des Sprunggelenkes sowie die Unmöglichkeit, das Hüftgelenk zu strecken, muß im Zusammenhang mit dem gesamten Bau des Fußes und der Tatsache gesehen werden, daß die Tiere niemals weit ausschreiten (vgl. S. 517).

In der Diskussion über die Phylogenie des Menschen spielt der Fuß des Berggorillas eine besondere Rolle. Deshalb soll hier auf die morphologischen Differenzen zwischen den Gorilla-Unterarten eingegangen werden.

Nach A. H. Schultz (1934) unterscheidet sich der Berggorilla vom Flachlandgorilla durch einen relativ kürzeren Hals, höheres Obergesicht und geringeren Augenabstand. Auffälliger als diese Merkmale sind die abweichenden Extremitätenproportionen. Bei erwachsenen Individuen von *G. beringei* beträgt die relative Armlänge 153,7 %, der Länge der vorderen Rumpfwand, bei *G. gorilla* 183,6 %. Das Verhältnis von Handbreite zu Handlänge beträgt bei *G. beringei* 58,5, bei *G. gorilla* 48,6. — Hierbei ist zu beachten, daß bei den spezialisierten Hänglern die relative Armlänge größer und die relative Handbreite geringer ist als bei *G. gorilla*. — Die relative Beinlänge beträgt beim Berggorilla 112,4 (Länge der vorderen Rumpfwand = 100) und beim Flachlandgorilla 131,5. Der Hallux ist beim Berggorilla etwas länger (88,8 %, der Fußlänge) als beim Flachlandgorilla (85,5 %, der Fußlänge) und auch etwas „stärker“.

Die zuletzt genannten Ergebnisse wurden von Kälin (1948) bestätigt. Neuere, ebenfalls von A. H. Schultz (1942, 1958) vorgelegte Befunde zeigen, daß die Proportionen von *G. gorilla* stark variieren und teilweise dichter bei den für *G. beringei* angegebenen Durchschnittswerten liegen (vgl. auch Tab. 3).

Gregory veröffentlichte 1927 drei Photographien, die den (unmittelbar post mortem von Akeley hergestellten) Abguß und das Bänderpräparat des linken sowie den enthäuteten rechten Fuß eines Berggorillas darstellen. (Der rechte Fuß wurde später von Straus präpariert.) Alle drei Abbildungen zeigen den adduzierten Hallux mit fibularwärts gewendeter Plantarfläche in deutlicher Oppositionsstellung. Diese Oppositionsstellung wird bei der (häufigen) Wiedergabe der Abbildung des Fußabgusses zumeist übersehen.

Auf Seite 527 ff. wurde ausgeführt, daß (bei *G. gorilla*) die Adduktion des Hallux mit einer Opposition, die Reposition aber mit einer Abduktion verbunden ist. Nach den oben erwähnten Photographien ist es in hohem Grade wahrscheinlich, daß bei dem fraglichen Berggorilla genau die gleichen Verhältnisse vorlagen. Es ist also anzunehmen, daß auch dieses Tier die große Zehe nur bei gleichzeitiger Abduktion reponieren konnte und den Hallux abspreizte, sobald es den Fuß belastete. Wenn diese Annahme zutrifft, ist die Fußwölbung bei diesem Berggorilla nach dem gleichen Prinzip gebaut wie beim Flachlandgorilla.

A. H. Schultz (1934) stellt in einer Abbildung sechs Füße von *G. beringei* neben fünf Füße von *G. gorilla*. Bei vier Berggorillas ist der Hallux abduziert, ebenso wie bei allen Flachlandgorillas. Nur bei zwei Tieren ist er adduziert, eines von ihnen ist das viel diskutierte Individuum, das Gregory abgebildet hatte. In Brehms Tierleben (4. Aufl., 1922, 13. Bd., S. 678) ist die Photographie eines erwachsenen Flachlandgorilla aus Jaunde wiedergegeben, dessen große Zehen ebenfalls adduziert sind.

Es handelt sich bei der Adduktion des Hallux also offenbar nicht um eine für *G. beringei* typische Anpassung an das Bodenleben (vgl. S. 525), sondern um eine zufällig eingenommene Stellung, die auch unter gleichen Bedingungen bei *G. gorilla* vorkommt. Diese Ansicht wird dadurch gestützt, daß Straus bei der anatomischen Untersuchung des Berggorillafußes keinerlei Besonderheiten feststellte.

Nach Beobachtungen von Starck (mündl. Mitteilung) in den Zoos von New York und Antwerpen spreizt auch der Berggorilla beim Stehen und Gehen den Hallux in der gleichen Weise ab, wie dies vom Flachlandgorilla bekannt ist.

Eine tatsächlich bei *G. beringei* festzustellende Anpassung an das Bodenleben ist in der Ausdehnung der Sohle bis nahe an das 1. Interphalangealgelenk der lateralen Zehen (statt bis zur Mitte der Grundphalangen) zu sehen; möglicherweise auch in der stärkeren Ausbildung des Hallux. Daneben finden sich bei *G. beringei* öfter als bei *G. gorilla* Hautbrücken zwischen den Zehen (A. H. Schultz, 1934).

#### IV. Zusammenfassung

An jeweils beiden Hinterextremitäten eines jugendlichen und eines halbwüchsigen Gorilla sowie am abgesetzten linken Fuß eines weiteren halbwüchsigen Tieres wurden die gesamte Muskulatur (unter Berücksichtigung der Innervation) und die Gelenke und Bänder dargestellt.

Außerdem werden die wichtigsten Längenmaße und Proportionen der Tiere sowie die Trockengewichte der Muskeln mitgeteilt. Am Bänderpräparat wurden die Bewegungsmöglichkeiten in den einzelnen Gelenken ermittelt. Im Zusammenhang hiermit werden die Funktionen der verschiedenen Muskelgruppen diskutiert.



Die eigenen Befunde werden mit den bisher vorliegenden Angaben aus der Literatur verglichen, so daß ein erster Überblick über die Variabilität der Muskeln der Hinterextremität des Gorillas ermöglicht wird. Für eine genauere statistische Analyse reicht das Material allerdings bisher noch nicht aus.

Die wichtigsten bei der eigenen Präparation erhobenen Befunde sind in den folgenden Punkten zusammengestellt:

### *Muskelsystem*

1. Bei beiden untersuchten Tieren fand sich eine vom *M. gluteus minimus* abgrenzbare „*Pars scansorica*“, die bei dem älteren Tier (C) deutlicher abgegliedert war als bei dem jüngeren Tier (B).

2. Der Ansatz der *Pars ischiofemoralis m. glutei superficialis* erstreckt sich bei Tier C bis zum Ende des zweiten Femurdrittels, bei Tier B sogar bis an den *Epicondylus lateralis* des Femur. Der *M. gluteus superficialis* erreicht nicht ganz das Gewicht des *M. gluteus medius*.

3. Bei beiden untersuchten Tieren ist beiderseits ein *M. iliotrochantericus* vorhanden.

4. Der *M. gemellus superior* fehlt bei beiden Tieren.

5. Das selbständige *Caput longum m. adductoris magni* inseriert fleischig am *Epicondylus medialis femoris*.

6. Die beiden Köpfe des *M. biceps femoris* sind völlig voneinander getrennt und als selbständige Muskeln anzusehen.

7. Der *M. rectus femoris* besitzt nur einen Ursprungskopf von der *Spina iliaca anterior inferior*.

8. Im Bereich des Kniegelenkes wurden (außer der *Patella*) keine Sesambeine gefunden.

9. Der *M. plantaris* fehlt.

10. Der *M. soleus* besitzt einen vorwiegend fleischigen fibularen und einen sehnigen tibialen Ursprung.

11. An dem abgesetzten Fuß (Tier A) wurde ein *M. peroneus tertius* gefunden.

12. Bei einem Tier (C) wurde beidseitig ein *M. peroneus digiti V* beobachtet.

13. Die Sehnen der *Mm. flexores tibialis* und *fibularis* sind miteinander verbunden. Der *M. flexor tibialis* bildet vor allem die Sehnen für die 2. und 5. Zehe, der *M. flexor fibularis* für die 1., 3. und 4. Zehe. Abweichend hiervon verhalten sich die Sehnen an beiden Füßen des älteren Tieres (C).

14. Nur der einzelne, abgesetzte Fuß (Tier A) besitzt einen *M. quadratus plantae*.

15. Muskelfasern aus dem *M. flexor hallucis brevis* schließen sich den *Mm. abductor* und *adductor hallucis* (*Caput obliquum*) an.

16. Die „dorsalen“ *Mm. interossei* konvergieren zum 3. Strahl, während die „plantaren“ vom 3. Strahl divergieren.

#### *Relative Muskelgewichte*

17. Der *M. quadriceps femoris* enthält beim jugendlichen Gorilla rund 16 % der Gesamtmuskelmasse des Beines, beim erwachsenen Menschen dagegen 25 %. Die Kniegelenksbeuger am Oberschenkel sind bei Mensch und Gorilla in bezug auf die gesamte Beinmuskulatur relativ gleich schwer.

18. Der Anteil der Fußmuskulatur am Gesamtgewicht der Muskeln der Extremität ist bei dem jüngeren Tier größer als bei dem älteren. Auch bei diesem sind die Fußmuskeln relativ schwerer als beim Menschen.

#### *Gelenke und Bänder*

19. Bei Tier B fehlt im rechten Hüftgelenk das *Lig. capitis femoris*. Die *Zona orbicularis* der Hüftgelenkscapsel ist in keinem Fall deutlich abgrenzbar, das *Lig. pubofemorale* fehlt.

20. Die *Plica synovialis* bildet ein durchgehendes „*Septum medianum*“. Der *Meniscus lateralis* ist zu einem Kreisring geschlossen. Ein *Lig. popliteum obliquum* fehlt bei beiden Tieren.

21. Das Halluxgrundgelenk ist nach Form und Funktion ein einfaches Scharniergelenk.

22. Die Bänder des Fußes erscheinen beim Gorilla etwas lockerer als beim Menschen und erlauben größere Bewegungsausschläge in den Gelenken.

#### *Bewegungsmöglichkeiten der Gelenke*

23. Das Hüftgelenk läßt sich in extremer Abduktion weiter beugen und strecken als in Adduktion. Eine völlige Streckung (bis 180°) ist weder im Hüft- noch im Kniegelenk möglich.

24. Die Rotationsmöglichkeit des Unterschenkels ist in allen Stellungen des Kniegelenkes größer als beim Menschen.

25. Der abgespreizte Hallux stützt die Fußwölbung nach medial ab. Aus diesem Grund ist eine Adduktion der Großzehe nur am unbelasteten Fuß möglich.

## V. Schrifttum

- Aeby, Chr.: Beiträge zur Osteologie des Gorillas. *Morph. Jb.* **4** (1878) 288.
- Appleton, A. B.: The muscles and nerves of the post-axial region of the tetrapod thigh. *J. Anat.*, London **62**, (1928) 364 und 401.
- Bischoff, Th. L. W.: Beiträge zur Anatomie des Gorillas. *Abh. Kgl. Akad. Wiss.*, München **13** (1880) III. Abt. 1.
- Bolk, L.: Beitrag zur Neurologie der unteren Extremität der Primaten. *Morph. Jb.* **25** (1897) 305.
- Braus-Elze: Anatomie des Menschen I, 3. Aufl. Berlin, Göttingen, Heidelberg 1954.
- Chapman, H. C.: On the structure of the Gorilla. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 1878, 385.
- Deniker, J.: Recherches anatomiques et embryologiques sur les singes anthropoïdes. Thèse (Sci.), Paris 1886.
- Dottrens: Recherches sur l'ensemble tendineux extenseur-interosseux des singes anthropoïdes à l'extrémité des membres supérieurs et inférieurs. *Arch. Sci. Geneva* **2**, Fasc. 2 (1949) 363.
- Duvernoy, G. L.: Mémoires des caractères anatomiques des grandes singes pseudo-anthropomorphes. *Arch. Mus. Hist. nat.* VIII, Paris 1855—1856.
- Eisler, P.: Das Gefäß- und periphere Nervensystem des Gorillas. Halle 1890.
- Die Homologie der Extremitäten. *Abh. naturf. Ges. Halle* **XIX** (1895) 89.
- Fick, R.: Vergleichend-anatomische Studien an einem erwachsenen Orang-Utan. *Arch. Anat. Physiol.*, Leipzig, Anat. Abt. (1895) 1.
- Fiedler, W.: Übersicht über das System der Primaten. In *Primatologia* I, ed. Hofer, Schultz, Starck; Basel und New York (1958) 1.
- Forster, A.: La tubérosité du scaphoïde. *Arch. Anat. Strasbourg* **1** (1922) 1.
- Étude sur l'évolution du pied humain. *Arch. Anat. Strasbourg* **3** (1924) 193.
- Le calcanéum dans la série de mammifères. *Arch. Anat. Strasbourg* **10** (1929) 271.
- Frey, H.: Der M. triceps surae in der Primatenreihe. *Morph. Jb.* **47** (1913) 1.
- Glaesmer, E.: Die Beugemuskeln an Unterschenkel und Fuß bei den Marsupialia, Insectivora, Edentata, Prosimiae und Simiae. *Morph. Jb.* **41** (1910) 149.
- Gregory, W. K.: How near ist the relationship of man to the chimpanzee-gorilla-stock? *Quart. Rev. Biol.* **II** (1927) 549.
- A critique of professor Osbornes theory of human origin. *Am. J. phys. Anthropol.* **14** (1930) 133.
- Grunewald, J.: Die Beziehungen zwischen Form und Funktion der Tibia und Fibula des Menschen und einiger Menschenaffen. *Z. orthop. Chir.* **35** (1916) 675.
- Hafferl, A.: Bau und Funktion des Affenfußes. *Z. Anat. Entw. gesch.* **88** (1929) 749.
- Hartmann, R.: Über das Hüftgelenk der anthropoiden Affen. *Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde, Berlin* **85** (1877).
- Der Gorilla. Leipzig 1880.
- Die menschenähnlichen Affen und ihre Organisation im Vergleich zur menschlichen. Leipzig 1883.

- Hepburn, D.: The comparative anatomy of the muscles and nerves of the superior and inferior extremities of the anthropoid apes. *J. Anat. Physiol.* **26** (1892) 149 und 324.
- Hill, J. E.: Mounted skeleton. in Raven, H. C. The anatomy of the gorilla, ed. Gregory, New York 1950.
- Howell, A. B., and W. L. Straus jr.: Muscular system. in: The anatomy of the rhesus monkey (*Macaca mulatta*), ed. Hartman und Straus, Baltimore 1933.
- Huxley, Th. H.: Lextures on the structure and classification of the mammalia. *Med. Times and Gazette* **I, II**, London 1864.
- Jazuta, K.: M. scansorius autorum in der Primatenreihe. *Z. Anat. Entw. gesch.* **97** (1932) 588.
- Kälin, J.: XIII. Congrès internat. Zool. Paris 1948.
- Über die Extremitätenkonstruktion und den Lokomotionstyp der Primaten. *Zool. Anz.* **22**, Suppl.-Verh. Dtsch. zool. Ges. Frankfurt a. M. 1958 (1959) 333.
- Keith, A.: Notes on a theory to account for the various arrangements of the flexor profundus digitorum in the hand and foot of primates. *J. Anat. Physiol.*, London **28** (1894) 335.
- An introduction to the study of anthropoid apes. *Nat. Sci. London* **IX** (1896) 26.
- On the chimpanzees and their relationship to the gorilla. *Proc. Zool. Soc. London*, (1899) 296.
- The history of the human foot and its bearing on orthopaedic practice. *J. Bone and Joint Surg.* **XI** (1929) 10.
- Kelly, H. A.: Sartorius muscle of the gorilla. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, (1880) 128.
- Kiesselbach, A.: Untersuchungen über den funktionellen Einbau des M. quadriceps in das Gefüge des Oberschenkels. *Verh. anat. Ges.*, 52. Vers. Münster (1954) 206.
- Die Seitenzugkomponenten des M. quadriceps und ihre Bedeutung für die Patella bei gestrecktem und gebeugtem Kniegelenk. *Morph. Jb.* **94** (1955) 452.
- Klaatsch, H.: Der kurze Kopf des M. biceps femoris und der tenuissimus. *Morph. Jb.* **29** (1902) 217.
- Kleinschmidt, A.: Funktionell-morphologische Beobachtungen am Becken der Säuger unter besonderer Berücksichtigung der Primaten. *Verh. dtsch. Zool.*, Kiel (1948) 95.
- Vergleichende Untersuchungen an der Extremitätenmuskulatur des Menschen und der Anthropoiden. *Verh. anat. Ges.* 49. Vers., Heidelberg (1951) 153.
- Kolb, H.: Morphologie und funktionelle Analyse des M. tibialis anterior. *Z. Anat. Entw. gesch.* **106** (1937) 770.
- Kummer, B.: Bauprinzipien des Säugerskeletes. Stuttgart 1959.
- Langer, C.: Die Muskeln der Extremität des Orang als Grundlage einer vergleichend myologischen Untersuchung. *Sitzungsber. Ksl. Akad. Wiss.*, Wien **79**, Abt. 3, (1879) 177.



- Lessertisseur, J.: Doit-on distinguer deux plans de muscles interosseux à la main et au pied des primates? *Ann. Sci. natur., Zool., Paris, Sér. 11*, **20** (1958) 77.
- Loth, E.: Die Plantaraponeurose beim Menschen und den übrigen Primaten. *Korresp.-Blatt. dtsch. Ges. Anthropol.* **38** (1907) 169.
- Lucae, J. Ch. G.: Die Hand und der Fuß. *Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt a. M.* **5** (1864—1865) 275.
- Macalister, A.: Muscular anatomy of the gorilla. *Proc. Roy. Irish Acad. Sci. I, Ser. 2* (1873) 501.
- Miller, R. A.: The inguinal canal of primates. *Amer. J. Anat.* **80** (1947) 117.
- Miller, S. G. jr.: Conflicting views on the problem of man's ancestry. *Amer. J. Phys. Anthropol.* **3** (1920) 213.
- Morton, D. J.: Evolution of the human foot. I. *Amer. J. phys. Anthropol.* **5** (1922) 305.
- The peroneus tertius muscle in gorillas. *Anat. Rec.* **27** (1924) 323.
- Owen, R.: Memoir on the gorilla. *Proc. zool. Soc., London*, (1865) 1.
- Pfuhl, W.: Die gefiederten Muskeln, ihre Form und ihre Wirkungsweise. *Z. Anat. Entw. gesch.* **106** (1937) 749.
- Pina, de: A pata de ganso no homem e nos primates. *Archéol. préhist. Portugal — 15th Congr. int. anthropol. archéol. préhist., Coimbra, Lisbon* (1930) 73.
- Pira, A.: Beiträge zur Anatomie des Gorilla. II. *Morph. Jb.* **48** (1914) 167.
- Ranke, K.: Muskel- und Nervenvariationen der dorsalen Elemente des Plexus ischiadicus der Primaten. *Arch. Anthropol.* **24** (1897) 117.
- Raven, H. C.: Comparative anatomy of the sole of the foot. *Amer. Mus. Novit* **871** (1936) 1.
- The anatomy of the gorilla. Ed. Gregory, New York 1950.
- Rothschuh, E.: Über Fußmuskeln bei Primaten und Mensch. *Diss. München* 1888.
- Ruge, G.: Verschiebungen in den Endgebieten der Nerven des Plexus lumbalis der Primaten. *Morph. Jb.* **20** (1893) 305.
- Sabater, Pl. J., und L. de Lasaletta: Beitrag zur Kenntnis des Flachlandgorillas (*Gorilla gorilla* Savage et Wyman). *Z. Säugetierkunde* **23** (1958) 108.
- Savage, Th. S., and J. Wyman: External characters, habits and osteology of *Troglodytes gorilla*. *Boston J. nat. Hist.* **V** (1847) 417.
- Sawalischin, M.: Der *Musculus flexor communis brevis digitorum pedis* in der Primatenreihe. *Morph. Jb.* **42** (1911) 557.
- Schultz, A. H.: Studies on the growth of the gorilla. *Mem. Carnegie. Mus.* **XI** (1927) 1.
- Die Körperproportionen der erwachsenen catarrhinen Primaten, mit spezieller Berücksichtigung der Menschenaffen. *Anthropol. Anz.* **10** (1933) 154.
- Some distinguishing characters of the mountain gorilla. *J. Mammalogy* **15** (1934) 51.
- Characters common to higher primates and characters specific for man. *Quart. Rev. Biol.* **11** (1936) 259 und 425.
- The relative length of the regions of the spinal column in old world primates. *Amer. J. Phys. Anthropol.* **24** (1938) 1.

- Schultz, A. H.: Morphological observations on a gorilla and an orang of closely known ages. *Amer. J. Phys. Anthrop.* **29** (1942) 1.
- Ontogenetic specialisations of man. *Arch. Jul. Klaus-Stift.* **24** (1949) 197.
- Variability in man and other primates. *Amer. J. Phys. Anthrop.* **5** (1947) 1.
- Post embryonic age changes. In *Primatologia I*, ed. Hofer, Schultz, Starek; Basel und New York, (1958) 887.
- Schulze, M. E.: Die Sehnenverbindungen in der Planta des Menschen und der Säugetiere. *Z. wiss. Zool.* **XVII**, 1 (1867) 1.
- Schwalbe, G.: Studien über das Femur von *Pithecanthropus erectus* Dubois. *Z. Morph. Anthrop.* **21** (1899/1921) 289.
- Sommer, A.: Das Muskelsystem des Gorillas. *Jenaische Z. Naturwiss.* **42** (1907) 181.
- Steiner, H.: Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Hüft- und Oberschenkelmuskulatur von *Cercopithecus aethiops* und Mensch. *Med. Diss. Düsseldorf* 1958.
- Stewart, T. D.: The musculature of the anthropoids. I, Neck and trunk. *Amer. J. Phys. Anthrop.* **21** (1936) 141.
- Straus, W. L., jr.: The foot musculature of the highland gorilla. *Quart. Rev. Biol.* **5**, (1930) 261.
- Symington, J.: Observations on the myology of the gorilla and chimpanzee. *Rep. 59th meeting British Assoz. Advance Sci.*, (1889) 629.
- Tappen, N. C.: Relative weights of some functionally important muscles of the thigh, hip and leg in gibbon and in man. *Amer. J. Phys. Anthrop.* **13** (1955) 415.
- Utschneider, A.: Die Lendennerven der Affen und des Menschen. *Münchener med. Abh., Reihe 7, Heft 1* (1892).
- Vallois, H. V.: Étude anatomique de l'articulation du genou chez les primates. *Thèse Montpellier* (1914).
- La formation progressive du biceps crural chez les anthropoïdes et chez l'homme. *C. r. Soc. Biol. Paris* **83** (1920) 383.
- Voss, H.: Tabelle der Muskelgewichte des Mannes, berechnet und zusammengestellt nach W. Theile (1884). *Anat. Anz.* **103** (1956) 356.
- Waterman, H. C.: Studies on the evolution of the pelvis of man and other primates. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.* **58** (1929) 585.
- Weber, W. und E.: *Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge*. Göttingen 1836.
- Weidenreich, F.: Der Menschenfuß. *Z. Morph. Anthrop.* **22** (1922) 51.
- Westrienen, A. van: Das Kniegelenk der Primaten mit besonderer Berücksichtigung der Anthropoiden. *Petrus Camper, Ned. Bijdr. Anat.* **4** (1906) 1.

Holger Preuschoft  
 Anatomisches Institut  
 Frankfurt a. M.  
 Ludwig-Rehn-Straße 14

## Zur Myologie des Beckens und der Hinterextremität der Reptilien

Von

W. Kriegler

Mit 22 Abbildungen

(Eingegangen am 10. Mai 1960)

### Inhaltsübersicht

Einleitung .....	541
Befunde	
A. Muskulatur .....	543
a) Muskeln vom Becken zum Oberschenkel .....	543
b) Muskeln der Beugeseite des Oberschenkels (Flexoren und Adductoren) .....	551
c) Muskeln der Streckseite des Oberschenkels (Extensoren, Adductoren) .....	559
d) Schwanzmuskeln mit Insertion am Becken und Oberschenkel .	566
e) Muskeln der Beugeseite des Unterschenkels .....	570
f) Muskeln der Streckseite des Unterschenkels .....	579
g) Muskeln des Fußes (plantar) .....	587
h) Muskeln des Fußes (dorsal) .....	594
B. Nerven .....	598
Vergleichender Teil	
A. Muskulatur .....	604
B. Nerven .....	620
Ergebnisse .....	644
Schrifttum .....	622

### Einleitung

In der vorliegenden Arbeit wird die Muskulatur des Beckens und der hinteren Extremität der Reptilien, mit besonderer Berücksichtigung der *Lacertilia*, sowie ihre Innervation behandelt.

Die vorliegenden zahlreichen Untersuchungen, durchweg älteren Datums, beschränken sich meist auf Einzelformen und sind ausschließlich deskriptiv: G. Osawa (1898), A. Günther (1867) und A. Perrin (1895) über *Sphenodon*, die Untersuchungen C. Rabls (1916) und Mivarts (1870) über *Iguana* und *Chamaeleo*. Von F. Sieglbauer (1909) liegt eine Arbeit über die Extremi-

tätenmuskulatur der Schildkröten vor. Nur die Abhandlung H. Gadows (1882): „Beiträge zur Myologie der hinteren Extremität der Reptilien“, abgesehen von dem Abschnitt über Muskeln und Nerven der Extremitäten im Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere von L. Ribbing (1938), der jedoch zwangsläufig äußerst allgemein und kurz gefaßt ist, umfaßt vier Ordnungen der Reptilien. Sie werden aber dort kaum untereinander in Beziehung gebracht, wie es in dieser Arbeit erstmalig geschieht, und es fehlt auch die Untersuchung der Fußmuskulatur.

Große Schwierigkeiten ergaben sich in der Nomenklatur, da fast jeder Autor denselben Muskel mit verschiedenen Namen belegte, die gleichen Namen für verschiedene Muskeln verwendet wurden und ähnliches. Nach eingehender Prüfung wurde daher bei den Befunden jedem Muskel eine Synonymtabelle vorausgeschickt, welche alle in der Literatur vorgefundenen Autoren enthält, außer den ganz alten Untersuchern wie Cuvier und Meckel, deren Muskelbezeichnungen in der Arbeit von H. Gadow zusammengefaßt sind. Die Buchstaben S., Cr., Ch. oder Sph. geben an, ob sich die Namen auf die Muskulatur bei den *Sauria* (*Lacertilia* und *Chamaeleo*), *Crocodylia*, *Chelonia* oder *Sphenodon* beziehen. Um die herrschende Konfusion in der Nomenklatur nicht noch zu vergrößern, wurde von der Prägung neuer Namen auch dort, wo sie vielleicht berechtigt gewesen wären, abgesehen. Es wurde für die Beckenmuskeln und die des Ober- und Unterschenkels die Nomenklatur H. Gadows, für die Fußmuskeln die von G. Osawa verwendet und etwas der modernen Ausdrucksweise angepaßt. Leider war es nicht möglich, das nomenklatorische Prinzip, den Namen eines Muskels aus dessen Ursprung und Ansatz abzuleiten, durchgehend beizubehalten, ohne auf Schwierigkeiten topographischer und vor allem philologischer Art zu stoßen. Es wurden daher mit H. Gadow (1882) auch seit jeher gebräuchliche Namen, wie *M. gastrocnemius* oder *M. peroneus*, oder auch solche verwendet, die die Funktion des Muskels ausdrücken.

Die vorliegende Arbeit<sup>1</sup> soll die Frage klären, inwieweit die Becken- und Hinterextremitätenmuskulatur der *Sauria* als phylogenetisch eng geschlossener Gruppe, trotz verschiedenster funk-

<sup>1</sup> Die Arbeit wurde in den Jahren 1950 bis 1952 ausgeführt. Für die Überlassung des Arbeitsplatzes danke ich dem Vorstand des Zoologischen Institutes der Universität Wien, Herrn Prof. Dr. W. Marinelli. Herrn Prof. Dr. H. Hofer, Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Gießen, der mir das Thema vorschlug, bin ich für zahlreiche Anregungen und Hinweise sowie für die Überlassung des Materials sehr zum Danke verpflichtet.



tioneller Beanspruchung, einen einheitlichen Bau erkennen läßt. Auch soll die Homologie dieser Muskulatur, ihre Innervation, sowie der Plexus lumbosacralis in seiner Bedeutung geklärt werden.

Dazu wurden folgende Gattungen untersucht, davon *Heloderma*, *Trachysaurus*, *Physignathus*, *Amphibolurus* und *Crocodylus porosus* erstmalig:

*Lacertilia*: *Varanus griseus* Daud., *Tupinambis nigropunctatus*, *Tupinambis teguixin* L. (2 Exemplare), *Uromastix acanthinurus*, *Amphibolurus barbatus* (2 Exemplare), *Physignathus lesueuri*, *Iguana tuberculata* Laur. (2 Exemplare), *Lacerta viridis* Laur. (2 Exemplare), *Lacerta viridis*, var. *maior* (2 Exemplare), *Gecko verticillatus* Laur., *Heloderma suspectum*, *Trachysaurus rugosus* Gray. *Rhoptoglossa*: *Chamaeleo vulgaris* Daud. Als Vergleichsformen: *Sphenodon punctatum* Gray. (Ordnung *Rhynchocephalia*), *Crocodylus porosus* Schneid (Ordnung *Crocodylia*), *Testudo ibera* Pall., *Trionyx sinensis* Wgm., *Chelonia imbricata* L. (Ordnung *Chelonia*). Im ganzen 18 Arten in 23 Exemplaren.

## Befunde

### A. Muskulatur

#### a) Muskeln vom Becken zum Oberschenkel

##### 1. M. pub-ischio-femoralis internus

Synonyme: M. Fürbringer (1870): Ileopectineo(Pubo)-trochantineus externus (Teil I und II), Ileopectineo-trochantineus internus (Teil III), b. S.; H. Gadow (1882): M. pubi-ischio-femoralis-internus, b. Sph., S., Cr. und Ch.; C. Gorski (1852): M. pectineus inferior (I), M. pectineus superior (III) b. Cr.; Iliacus internus b. S.; A. Günther (1867): Pectineus, b. Sph.; Hoffmann (1876): Dorsofemoralis (I), Pubofemoralis internus (III), b. Ch.; St. G. Mivart (1870): Iliacus (s. Ileopsoas) b. S.; G. Osawa (1898): M. pubo ischi otrochantericus internus, b. Sph.; A. Perrin (1895): Extenseur du femur, b. Sph.; C. Rabl (1916): Pectineus (Nr. 1), Puboischiofemoralis dorsalis s. internus (Nr. 16 und 17), b. S.; L. Ribbing (1938): Extensor femoris; M. Sanders (1870): Flexor femoris (I), Flexor tibialis (II), Obturator internus (III), b. S.; F. Sieglbauer (1909): M. pectineus (I), M. iliopsoas (III), b. Ch.

Im allgemeinen bildet der M. pub-isch.-fem. int. eine zwei- bis dreiteilige Muskelmasse, die von den dorsalen Flächen der ventralen Beckenknochen entspringt. Sie bildet den cranialen Rand und dorsalen Abschluß des Beckens und inseriert am proximalen Ende des Femur. Bei *Sphenodon* wird der Teil I von einem schwachen Muskel gebildet. Er entspringt dorsal von der Symphysis interpubica und geht dorsal vom Proc. praepubicus, dem er aufliegt, in eine Aponeurose über; diese ist mit den Ursprüngen der

Mm. pubi-tib., ambiens und besonders mit dem Vorderrande des M. extens. ilio-tib. in Verbindung (Abb. 1). Man könnte so den

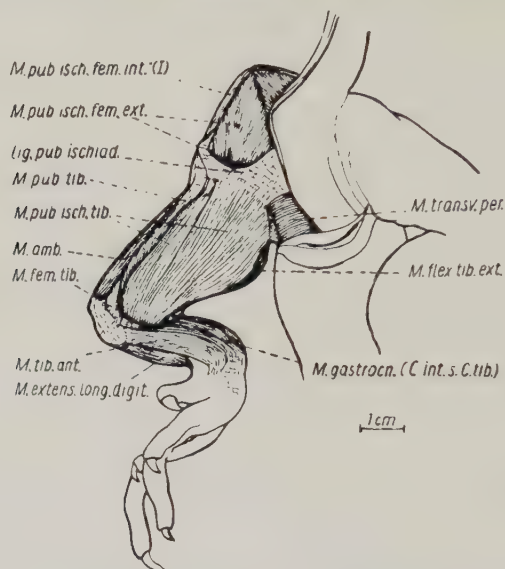


Abb. 1. *Sphenodon punctatum*, Ventralansicht der rechten Seite nach Abtragung der Haut und der am Becken inserierenden Bauchmuskeln

Teil I als vordersten Ursprung des M. extens. ilio-tib. betrachten, wobei das Ganze, als ein Muskel aufgefaßt, eine Zwischensehne erhielte. Der Teil II entspringt als flache Muskelplatte von der ganzen Innenfläche der P. pubica und von der Membrana pubo-ischiadica und auch vom cranialen Rand der P. ischiadica, schlägt sich über dem Acetabulum aus dem Becken, wo er sich mit dem Teil III vereinigt. Der Teil III entspringt vom vorderen Teil der P. ischiadica, zusammen mit dem Teil II, ebenso wie dieser aus dem Becken gelangend. Sie sind durch den N. obturatorius ant. voneinander getrennt, der zwischen ihnen zum Foramen obturatorium zieht. Diese beiden Teile vereinigen sich zu einem breiten Muskel, der fleischig an der Streck- und Beugeseite des proximalen Femur inseriert. Er wird aus dem N. praesacralis III innerviert. Bei den *Sauria* ist der Muskel ebenfalls meist dreiteilig. Der cranialste Teil I entspringt wie bei *Sphenodon*, meist durch eine sehnige, mediane Raphe vom Muskel der Gegenseite getrennt. Er zieht in einem Bogen, die P. pubica einhüllend, zum Oberschenkel, wo er in eine Aponeurose übergeht. Ähnlich verhält sich der Teil I bei

*Tupinambis*, *Gecko*, *Heloderma* und *Trachysaurus*. Bei *Uromastix* geht die Aponeurose oberflächlich in einen Teil des M. pubi-tib., in der Tiefe in den Teil II über, bei *Iguana* liegt sie dem M. pubisch.-tib. auf. Der Teil I ist bei den *Lacertilia* meist mit dem Teil II verbunden (*Physignathus*, *Amphibolurus*, *Iguana*). Bei *Chamaeleo* entspringt der Teil I am ventrocranialen Rand des Proc. praepubicus und inseriert, ohne eine Aponeurose zu bilden, auf der Streckseite des proximalen Femur, zwischen dem M. ambiens und M. extens. ilio-tib. (Abb. 10). Der Teil II des M. pubisch.-fem. int. liegt bei den *Lacertilia* in seiner ganzen Länge dem Teil I an. Er entspringt dorsal von der Symphysis interpubica, meist etwas caudal vom Teil I. Er steht distal mit dem Teil III in Verbindung, außer bei den *Agamidae*, *Trachysaurus* und *Chamaeleo*, dem ein Teil II überhaupt fehlt. Nach Mivart (1870) ist bei *Chamaeleo parsonii* ein sehr kleiner Teil II (2<sup>nd</sup> portion des Iliacus) vorhanden. Bei *Varanus* erfolgt die Insertion am Femur zwischen dem Ansatz der Endsehne des M. caudi-fem. und der Insertion des Teiles III. Bei *Tupinambis* und *Lacerta* ist der Teil II zweiteilig: Er besteht aus einem wulstigen, dickeren, oberflächlichen Teil und einem flachen tieferen Teil. Sie ziehen über das Acetabulum auf die Streckseite des proximalen Femur, wo sie sich wieder vereinigen und zusammen inserieren. Bei *Uromastix* ist der Teil II sehr breit und bedeckt die Teile I und III. Er inseriert bei diesem auf der ventrolateralen Streckseite des Femur, nahe der Insertion des Teiles III. Bei *Heloderma* sendet er einige Fasern in den M. femoro-tib. Allgemein erfolgt die Insertion des Teiles II in Verbindung mit dem Teil III, bei *Trachysaurus* jedoch selbständig mit kräftiger Sehne in der Fossa trochanterica. Der Teil III ist von den beiden anderen Teilen bei den *Sauria* durch den N. obturatorius ant. getrennt, welches als sicheres Kriterium für die Homologisierung der drei einzelnen Teile des M. pubisch.-fem. int. angesehen werden kann. Der N. obturatorius ant. tritt nämlich stets zwischen den Teilen II und III hindurch, so daß der median von diesem Nerven liegende Muskel sicher als der Teil III zu erkennen ist. Er entspringt noch weiter caudal als Teil I und II vom caudalen Rand der P. pubica, vom Lig. medianum, welches zwischen der Symphysis interpubica und der Symphysis interischiadica ausgespannt ist, oder von der dorsalen Symphysis interischiadica. Er schließt meist das Foramen puboischiadicum als flache Muskelplatte nach dorsal ab. Bei *Varanus* inseriert er einheitlich auf der Streckseite des proximalen Femur.

Bei *Tupinambis* tritt der Teil III mit der tieferen Portion des Teiles II in Verbindung und inseriert teils auf der Streckseite, teils auf der Beugeseite des proximalen Femur. Bei *Uromastix*, *Amphibolurus* und *Iguana* erfolgt die Insertion ebenfalls teils ventral, teils dorsolateral am Femur, wogegen bei *Physignathus*, *Lacerta* und *Gecko* nur eine dorsolaterale Insertionsstelle festzustellen war. Bei *Trachysaurus* und *Chamaeleo*, wo sich der Muskel in einer fast 180° betragenden Wendung aus dem Becken auf die Streckseite des Femur schlägt, läßt der Muskel das mittlere Drittel des Foramen puboischadicum frei. Die Insertion ist bei beiden einheitlich. Bei den *Sauria* erfolgt die Innervation des M. pub-isch.-fem. int. aus dem Plexus cruralis (N. praesacralis II und III). Auch bei *Crocodilus porosus* ist der M. pub-isch.-fem. int. dreiteilig. Bei den *Chelonia* ist der Komplex zweiteilig. Der kräftige Teil I, der auch hier den cranialen Rand der P. pubica einhüllt (Abb. 15–17), entspringt bei *Testudo* von der ganzen dorsalen Fläche der P. pubica, bei *Trionyx* auch noch dorsal vom Epipubis. Er inseriert mit kräftiger Sehne an einer Leiste (Crista pectinea) des Femur, bei *Testudo* teilweise, bei *Trionyx* ganz mit dem Teil III verbunden. Der bei Wasserformen besonders kräftige Teil I ist bei *Chelonia* zweiteilig (Abb. 18). Der Teil III der Schildkröten (der zweite Teil des M. pub-isch.-fem. int., welcher bei diesen Tieren auftritt, entspricht dem Teil III der *Sauria*, weil er stets wie dieser median vom N. obturatorius liegt!) ist bei *Testudo* ein mächtiger Muskel, der weit cranial von den Körpern der drei letzten praesacralen Wirbel, von dem Knoten, welchen die Articulationsflächen für die P. ilica bilden, und von der ventralen Fläche der P. ilica entspringt. Er verbindet sich mit dem M. ilio-fem. innig und inseriert teils mit dem Teil I, teils auf der Streckseite des proximalen Femur (Abb. 15). Im Gegensatz zu den Landformen ist bei *Chelonia imbricata* der Teil III viel kleiner als der Teil I und besteht ebenfalls aus zwei ziemlich selbständigen Portionen (Abb. 18). Bei den Schildkröten erfolgt die Innervation des M. pub-isch.-fem. int. aus dem Plexus cruralis wie bei den *Sauria*.

Die Funktion des M. pub-isch.-fem. int. besteht bei den untersuchten Reptilien im allgemeinen in einer Beugung des Hüftgelenkes, also im Anziehen und Vorziehen des Beines, wobei jedoch die Insertion proximal am Femur den Hebelarm sehr kurz gestaltet. Die Verbindung der Aponeurose des I. Teiles bei den Lacertiliern mit den Mm. pub-isch. tib. und pubi-tib. unterstützt diese Adductoren.



2. *M. pub-ischio-femoralis externus*

Synonyme: *M. Fürbringer*: *Mm. ileopectineo(pubo)femorales longi s. Pectinei* (1 - 2), *Ileopectineo femoralis brevis* (3) b. S.; *H. Gadow*: *M. pubi ischio femoralis externus*; *C. Gorski*: *Obturator*, b. S.; *A. Günther*: *The principal adductor*, b. Sph.; *Hoffmann*: *Pubo femoralis externus*, b. Ch.; *St. G. Mivart*: *Pectineus* (1st, 2nd and 3rd portion = 1, 2 und 4), *Obturator externus* (3), b. S.; *G. Osawa*: *M. pubo ischio trochantericus externus*, b. Sph.; *A. Perrin*: *Flechisseur du fémur*, b. Sph.; *C. Rabl*: *Pubo ischio femoralis ventralis* (Nr. 2a, 2b), *Obturator externus* (Nr. 2c) = 1, 2, 3; Nr. 1a = 4, b. *Iguana*; *L. Ribbing*: *Obturator externus*; *M. Sanders*: *Iliacus* (1), *Iliacus externus* (2), *Obturator externus* (3), b. S.; *Adductor brevis* (3) bei *Platydictylus*; *F. Sieglbauer*: *M. obturator externus*, b. Ch.

Der *M. pub-isch.-fem. ext.* ist eine mehrteilige Muskelmasse, die das ventrale Becken erfüllt. Sie konvergiert gegen den Trochanter internus, wo sie meist gemeinsam inseriert. Im distalen Teil ist sie stets vom *Lig. pub-ischiad.* und den *Mm. pub-isch.-tib.* und *ischio-fem.* bedeckt (Abb. 2, 3). Bei *Sphenodon* jedoch bildet der Muskel

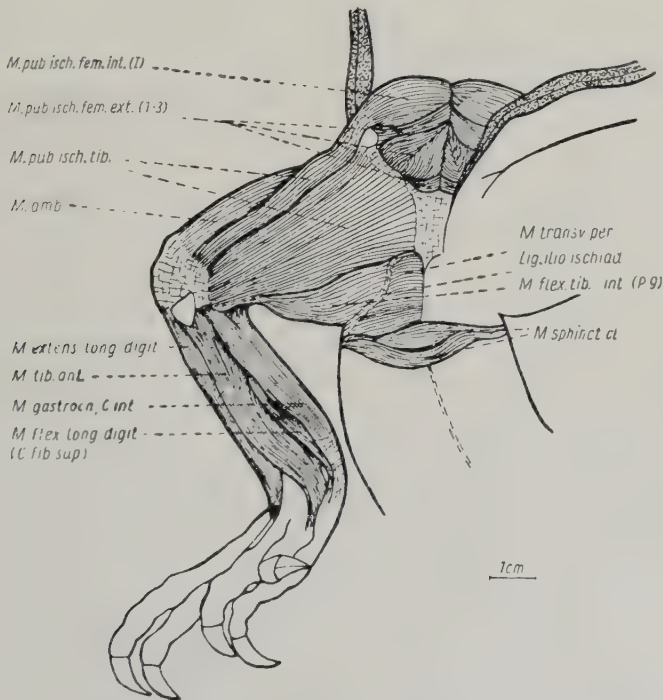


Abb. 2. *Varanus griseus*, Ventralansicht der rechten Seite nach Abtragung der Haut und der am Becken inserierenden Bauchmuskeln

eine fast einheitliche Masse (Abb. 1), aber mit verschiedenem Faserverlauf. Sie entspringt von der ganzen Ventralfläche der P. pubica, der Membrana puboischiadica und von der P. ischiadica, dort unter einer Fascie. Ein kleiner abgetrennter Teil entspringt vom Proc. praepubicus. Die gemeinsame Insertionssehne windet sich am Femur um den Trochanter int. herum und inseriert am Trochanter externus. Bei den *Sauria* bildet der Muskel einen meist vierteiligen Komplex; nur bei *Chamaeleo* ist er dreiteilig. Er zieht unter dem Lig. pubo-ischiad. in die Tiefe und inseriert mit allen Teilen gemeinsam am Trochanter internus. Bei *Tupinambis* und *Varanus* ist ein Teil bipennat. Teil 1: Dieser entspringt gewöhnlich von der ventrocaudalen Kante der P. pubica, bei *Varanus* teils von der Symphysis interpubica, teils vom Proc. praepubicus (Abb. 3). Bei *Tupinambis* dehnt sich der Ursprung medial auch auf das Lig. medianum aus. Er liegt zum größten Teil unter der Wölbung der P. pubica. Bei *Uromastix*, *Iguana* und *Gecko* beschränkt sich der Ursprung auf den medial vom Proc. praepubicus gelegenen Teil der P. pubica. Bei *Chamaeleo* entspringt er lateral und dorsal von dem hier weit medial gelegenen Proc. praepubicus, sowie oberflächlich vom Lig. puboischiadicum und inseriert an der Beuge-seite des proximalen Femur am Trochanter. Teil 2: Diese Portion entspringt bei *Varanus* vom caudalen Rand der P. pubica, von der Symphysis interpubica und vom Lig. medianum, spaltet sich distal in zwei Bündel, die proximal durch eine sehnige Raphe verbunden sind (Abb. 2). Sie vereinigen sich wieder vor der Insertion am Trochanter int. Bei *Uromastix*, *Amphibolurus* und *Iguana* ist der Teil 2 vom Teil 1 und Teil 3 bedeckt; bei *Lacerta* ist er fest mit dem Teil 1 verbunden (Abb. 8). Bei *Gecko* ist der Teil 2 unvollkommen gespalten (Abb. 9). Bei *Chamaeleo* zieht der Teil 2, der von der Symphysis interpubica entspringt, quer über das Foramen puboischiadicum und inseriert gemeinsam mit dem Teil 3. Teil 3: Dieser entspringt bei *Varanus* breit von der Symphysis interischiadica und inseriert mit Teil 2, bei *Tupinambis* selbständig am Trochanter internus. Bei den Agamen und *Iguana* entspringt er auch vom caudalen Rand der P. ischiadica. Bei *Lacerta* erfolgt die Insertion am dorsalen Femurhals. Bei *Gecko* ist der Muskel von einer derben Fascie bedeckt und zerfällt in oberflächliche Faserzüge verschiedener Zugrichtung, die sich zum Teil mit dem 2. Teil verbinden. Hier war überhaupt keine scharfe Trennung der Portionen dieses Muskelkomplexes festzustellen. Teil 4: Bei allen unter-

suchten *Lacertilia* findet sich noch eine vierte Portion des M. pub-isch.-fem. ext., die stets am Trochanter minor, mehr oder weniger mit dem gemeinsamen Ansatz der drei übrigen Portionen verschmelzend, inseriert. Seinen Ursprung nimmt er von der Aponeurose des I. Teiles des M. pub-isch.-fem. int. oder von der Innenfläche der P. pubica. Bei den *Lacertilia* und *Sphenodon* innerviert der N. obturatorius anterior mit mehreren Ästen den M. pub-isch.-fem. ext. nach seinem Durchtritt durchs Foramen diazonale. Bei *Lacerta* wird der Teil 3 auch aus dem N. ischiadicus, der diesen Teil bei *Chamaeleo* allein innerviert, versorgt. Bei den Krokodilen ist der Muskel zweiteilig (Abb. 12). Der craniale Teil entspringt bei *Crocodylus porosus* von der knorpeligen Kante der P. pubica — zieht unter dem M. ischio-fem. zum Trochanter int., wo er in Verbindung mit dem Teil I des M. pub-isch.-fem. int. inseriert. Der Teil 2 ist vom ersten durch die divergierenden Beckenknochen weit getrennt und ist kürzer und breiter. Er entspringt von der ganzen ventralen Außenfläche der P. ischiadica, verjüngt sich rasch und inseriert am Trochanter, caudal vom Teil 1. Auch hier wird der Muskel durch Äste des N. obturatorius ant. versorgt, der bei *Crocodylus* seinen Weg durch das Foramen puboischadicum nimmt. Bei den *Chelonia* ist dieser Muskel kräftig entwickelt. Bei *Testudo* ist er zweiteilig. Bei *Trionyx* ließen sich vier Portionen des M. pub-isch.-fem. ext. feststellen. Bei *Chelonia imbricata* ist der dreiteilige Muskel besonders kräftig ausgebildet. Ein großer lateraler Teil, der vom ventralen Proc. praepubicus entspringt, vereinigt sich noch vor dem Durchtritt unter dem Lig. puboischadicum mit dem Hauptteil. Die ganze Muskelmasse konvergiert gegen das Hüftgelenk zu einer starken Sehne, die am Trochanter minor ansetzt. Auch bei den Schildkröten wird der M. pub-isch.-fem. ext. durch Äste des N. obturatorius anterior innerviert.

Die Funktion des M. pub-isch.-fem. ext. ist eine Adduction des Oberschenkels. Auch eine einwärtsdrehende Komponente ist mitbeteiligt. Bei *Chamaeleo* mag der Teil 1, der hier auch dorsal von dem sehr weit median gelegenen Proc. praepubicus entspringt, den M. pub-isch.-fem. int. im Vorziehen der Extremität unterstützen.

### 3. M. ischio-femoralis posterior

Synonyme: M. Fürbringer: Puboischio (Ischio) trochantericus brevis, b. S.; C. Gorski: Obturator, b. S.; A. Günther: Quadratus femoris, b. Sph.; H. Gadow: M. pubi ischio femoralis posterior; Hoffmann: M.

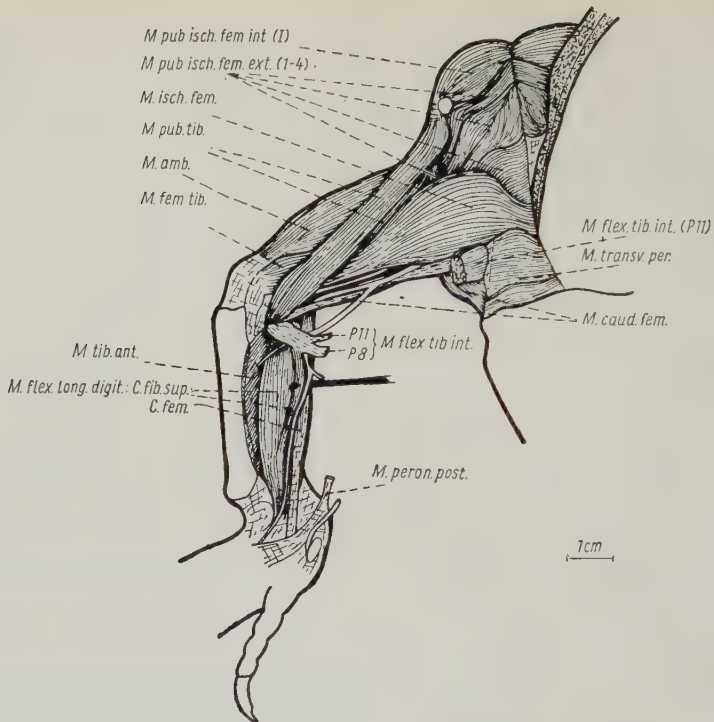


Abb. 3. *Varanus griseus*, Ventralansicht der rechten Seite nach Abtragung der Mm. pub-isch.-tib., flex. tib. ext. und flex. tib. int. (partim), des C. int. des M. gastrocnemius, M. tib. ant. (partim) und M. peroneus posterior (partim)

ischiopubo femoralis, b. Ch.; St. G. Mivart: Obturator internus, b. S.; G. Osawa; M. ischio trochantericus, b. Sph.; A. Perrin: Rotateur inverse du fémur, b. Sph.; C. Rabl: Obturator internus (Nr. 19 am Oberschenkel), b. Iguana; L. Ribbing: Quadratus femoris primordialis; M. Sanders: Capsularis, b. S.; F. Sieglbauer: Obturator internus. b. Ch.

Bei der Wahl des Namens für diesen Muskel war es notwendig, die Bezeichnung Gadows einer Korrektur zu unterziehen. Denn nur bei einigen Schildkröten (*Chelonidae* und *Cryptodirae*) reicht der Ursprung des Muskels auch auf die P. pubica und ist dort gut entwickelt. Der M. ischio-fem. post. bildet zusammen mit den Mm. pub-isch.-fem. int. und M. pub-isch.-fem. ext. die eigentliche Muskulatur des Beckens, wobei er dem dorsalen Komplex zuzuordnen ist. Der kleine Muskel entspringt bei *Sphenodon* vom caudalen Rand und der Innenfläche des Tuber ischii und inseriert am Trochanter externus und an der Hüftgelenkscapsel. Bei den *Sauria* ist er auch nur schwach entwickelt und entspringt stets vom Tuber



ischii. Er kann auch auf die dorsale Fläche der P. ischiadica übergreifen (*Physignathus*) oder von der Symphysis interischiadica entspringen (*Chamaeleo*). Er zieht in kurzem Bogen zur Innenseite der Gelenkscapsel, dort (*Varanus* und Agamen) oder am Trochanter externus (*Tupinambis*, *Heloderma*, *Trachysaurus*, *Lacerta*) oder am Caput femoris (*Chamaeleo*, *Iguana*, *Gecko*) mit kräftiger Sehne inserierend. Er wird bei allen Sauriern und *Sphenodon* aus dem N. praesacralis I innerviert. Bei *Crocodylus* entspringt der Muskel vom ganzen caudolateralen Rand der P. ischiadica und läßt sich in einen tieferen Teil, der am Trochanter ext. inseriert, und in einen schmalen Teil, der am ventralen Femur inseriert, trennen. Der innervierende Ast kommt hier aus dem N. sacralis. Bei den *Chelonia* ist der M. isch.-fem. post. kräftig entwickelt (Abb. 18) und seine Innervation erfolgt auch durch einen Ast aus dem N. praesacralis I. Nur hier entspringt er auch vom caudalen Rand der P. pubica (*Testudo*) oder von der dorsalen Symphysis interpubica und der P. pubica (*Chelonia*).

Die Funktion des M. isch.-fem. post. ist bei den *Sauria* und *Trionyx* eine geringe Auswärtsrollung des Oberschenkels, entgegengesetzt der Wirkung des M. pub-isch.-fem. ext. Bei *Testudo* und *Chelonia imbricata* ist der M. isch.-fem. post. ein Strecker des Hüftgelenkes als Antagonist des M. pub-isch.-fem. int. Auch beteiligt er sich an der Steuerfunktion der Hinterextremität der schwimmenden *Chelonia*.

#### b) Muskeln der Beugeseite des Oberschenkels (Flexoren und Adductoren)

##### 4. M. pub-ischio-tibialis

Synonyme: M. Fürbringer: Ileopectineo (pubo) puboischio (ischio) tibialis s. Gracilis, b. S.; H. Gadow: M. pubi ischio tibialis; C. Gorski: M. gracilis, b. S.; A. Günther und St. G. Mivart: Gracilis, b. S.; G. Osawa: M. pubo ischio tibialis, b. Sph.; A. Perrin: Adducteur de la jambe, b. Sph.; C. Rabl: Puboischiotibialis (Nr. 4), b. Iguana; L. Ribbing: Flexor tibiae primordialis; M. Sanders: Sartorius und Gracilis, b. S.; F. Sieglbauer: M. gracilis, b. Ch.

Der M. pub-isch.-tib. ist bei *Sphenodon* und den Sauriern ein mächtig ausgebildeter, breiter Muskel, der fast die ganze Beugeseite des Oberschenkels oberflächlich bedeckt und den M. flex. tib. int. und M. ischio-fem. meist vollständig überlagert. Den Schildkröten scheint er zu fehlen, bei den Krokodilen fehlt er tatsächlich. Bei *Sphenodon* entspringt der Muskel breit vom Lig. puboischadicum,

sowie von einer Aponeurose, in die sich dieses Ligament verbreitert (Abb. 1). Cranial ist ein schmalerer Teil vollkommen abgespalten. Am caudalen Rande ist der Muskel mit dem ventralen Kopf des M. flex. tib. int. (9) verwachsen. Die Verwachsungsstelle ist durch eine Sehneninskrption gekennzeichnet. Die Insertion erfolgt an der lateralen Seite der proximalen Tibia. Bei den *Sauria* ist der breitflächige Muskel stets gut ausgebildet (Abb. 2). Er kann einheitlich sein (*Iguana*, *Physignathus*), nur unvollkommene Längsspalten aufweisen (*Uromastix*, *Amphibolurus*, *Chamaeleo*) oder wie bei *Sphenodon* in einen schmalen cranialen und breiten caudalen Teil getrennt sein (*Varanus*, *Tupinambis*, *Lacerta*, *Heloderma* und *Trachysaurus*). Als Ursprung dient dem M. pub-isch.-tib. von cranial nach caudal: die Aponeurose des Teiles I des M. pub-isch.-fem. int., von der in jedem Falle der craniale, immer weitaus schmalere Teil entspringt (Abb. 2). Der Hauptteil nimmt weiter seinen Ursprung vom Lig. puboischadicum, von der Symphysis interischadica und zum geringen Teil ganz caudal auch vom Lig. ilio-ischadicum. Bei *Physignathus* ist der ganze Muskel schmal; bei einem Exemplar von *Amphibolurus* war er so schmal, daß er den M. pubi-tib., der sonst unter dem cranialen Teil liegt, unbedeckt ließ. Der Hauptteil verschmilzt meist distal mit seinem caudalen Rand mit der Portion 9 des M. flex. tib. int. Die Vereinigung kann auch schon proximal erfolgen (*Heloderma*, *Trachysaurus*, *Chamaeleo*). Die Insertion des M. pub-isch.-tib. erfolgt mit breiter Sehne am Rande des muskelfreien Feldes der proximalen Tibia. Bei den meisten untersuchten Sauriern und bei *Sphenodon* hat der Muskel Doppelinnervation: durch den N. obturatorius anterior, der von dorsal kommend in den Muskel eintritt und durch den N. obturatorius posterior, der aus den Teilen des M. flex. tib. int. in den Muskel aufsteigt. Bei *Amphibolurus*, *Physignathus*, *Heloderma* und *Chamaeleo* war keine Beteiligung des N. obturatorius posterior vorhanden. Den Krokodilen fehlt dieser Muskel überhaupt, bei den Schildkröten lassen sich Reste auffinden. So löst sich bei *Testudo* von der Ursprungssehne des M. ischio-fem. eine Sehne ab, die subcutan neben dem M. flex. tib. int. verläuft und in einen Muskelbauch übergeht, der proximal von der Insertion der Sehne des M. flex. tib. int. an der Beuge- und fibularen Seite des Collum tibiae inseriert. Bei *Chelonia* ist der schmale Muskel nur ganz proximal bei seinem Ursprung vom Lig. puboischadicum mit dem M. flex. tib. int. verwachsen. Bei *Trionyx* konnte nichts dergleichen festgestellt

werden. Bei den Schildkröten wird der M. pub-isch.-tib. nur vom N. obturatorius anterior innerviert.

Die Funktion des M. pub-isch.-tib. bei den *Sauria* und *Sphenodon* ist eine Beugung des Unterschenkels, verbunden mit einer Adduction des ganzen Beines. Auch rollt der Muskel die Tibia und damit den ganzen Unterschenkel nach innen (Pronation).

#### 5. und 6. M. flexor tibialis internus et externus

Synonyme: a) für den M. flex. tib. int.: M. Fürbringer: Puboischio-(ischio) tibialis sublimis posterior (8, 9), Puboischio(ischio)tibialis profundus (11), b. S.; C. Gorski: M. gracilis, b. Cr., Semitendinosus, b. S.; A. Günther: Adductor femoris (partim) und Great flexor cruris (Semimembranosus, Semitendinosus), b. Sph.; C. Hoffmann: Ischio caudalis tibialis, b. Ch.; St. G. Mivart: first portion of Semitendinosus (8), second portion of Semimembranosus (11), b. S.; G. Osawa: M. ischio tibialis posticus (partim), b. Sph.; C. Rabl: Semitendinosus (Nr. 8, Nr. 9), Semimembranosus (Nr. 11), b. Iguana; L. Ribbing: tiefere Teile des M. flexor tibialis; M. Sanders: Semimembranosus, b. S.; F. Sieglbauer: M. flexor tibialis internus, b. Ch.

Mit diesem Muskel in mannigfaltiger Weise in Beziehung tretend, oft kaum von ihm zu trennen, ist der M. flexor tibialis externus, der aus diesem Grunde hier zusammen mit dem M. flex. tib. int. behandelt wird. Oft ist aber seine Trennung von dem vorigen Muskel berechtigt.

Synonyme: b) für den M. flex. tib. ext.: M. Fürbringer: Ileoischiadico tibialis proprius, b. S.; C. Gorski: Semimembranosus, b. S.; A. Günther: Part of the great flexor cruris, b. Sph.; C. Hoffmann: Ileo ischio tibialis, b. Ch.; St. G. Mivart: Biceps, b. S.; G. Osawa: M. ischio tibialis posticus (partim), b. Sph.; A. Perrin: Flechisseur externe de la jambe, b. Sph.; C. Rabl: Semimembranosus (partim), Nr. 10, b. Iguana; L. Ribbing: Arcualis; M. Sanders: Semitendinosus, b. S.; F. Sieglbauer: M. flexor tibialis externus, b. Ch.

Diese beiden Muskeln gehören wohl zu den am meisten wechselnden. Die verschiedensten Kombinationen der einzelnen Portionen sind möglich. Der Muskelkomplex bildet die tiefere Lage des ventrocaudalen Oberschenkels und ist im wesentlichen ein Beuger des Unterschenkels. Zur übersichtlichen Darstellung sind für die einzelnen Portionen des M. flex. tib. int. bei *Sphenodon* und den Sauriern die Nummern Rabls (8, 9, 11), die auch bei den Synonymen berücksichtigt wurden, beibehalten worden.

Die Portionen 8 und 9 des M. flex. tib. int. und der M. flex. tib. ext. bilden bei *Sphenodon* eine unvollkommen zu trennende Muskel-

masse an der Beugeseite des Oberschenkels, fast ganz unter dem M. pub-isch.-tib. liegend. Ihr Ursprung erfolgt vom Tuber ischii, von den Fascien des Schwanzes und vom Lig. ilio-ischiadicum. Die Insertion der mit der Portion 9 gemeinsam entspringenden und mit ihr verwachsenen Portion des M. flex. tib. ext. erfolgt unter der Insertion des M. pub-isch.-tib. an der Tibia. Die Insertion des als Portion 8 zu erkennenden Teiles, der proximal jedoch nicht vom M. flex. tib. ext. zu trennen ist, erfolgt in der Kniekehle, sich später mit der Hauptsehne des M. flex. tib. ext. vereinigend, an der fibularen Seite des Caput tibiae. Der M. flex. tib. ext. sendet auch eine kräftige Sehne auf den Unterschenkel, die sich distal mit dem C. internum des M. gastrocnemius vereinigt. Die schmale, bandförmige Portion 11 liegt medial am Oberschenkel unter dem M. pub-isch.-tib. und inseriert breit an der Hinterfläche des Caput tibiae. Sie ist selbständig und nicht mit dem übrigen Komplex verbunden. Unter den *Sauria* entspricht der Muskelkomplex noch am ehesten bei *Lacerta* dem Normalverhalten. Die Portion 8 des M. flex. tib. int. entspringt unter dem M. pub-isch.-tib. vom Lig. ilio-ischiadicum, verläuft caudal von der Portion 11 über die Beugeseite des Oberschenkels und inseriert in der Kniekehle an der Hinterfläche der Tibia (Abb. 8). Die Portion 9 ist ein schmaler Muskel am caudalen Innenrand des Oberschenkels, der zwischen den Mm. pub-isch.-tib. und flex. tib. ext. verläuft. Sie entspringt auch zwischen diesen Muskeln vom Lig. ilio-ischiadicum und ist proximal mit dem caudalen Rand des M. pub-isch.-tib. verwachsen, wendet sich distal jedoch unter diesen Muskel und inseriert dort, neben der Portion 8 unter dem Lig. collaterale tibiale, an der Tibia. Die Portion 11 entspringt ebenfalls vom Lig. ilio-ischiadicum und vom Margo post. part. ischiadicum selbst (Abb. 8). Sie spaltet sich in der Mitte des Oberschenkels in zwei Teile und inseriert am Tibiakopf. Der kräftige, breit abgeflachte M. flex. tib. ext. entspringt von dem ganzen dorso-caudalen Teil des Lig. ilio-ischiadicum und inseriert sehnig teils am proximalen M. gastrocnemius (C. externum), teils verbindet sich seine Endsehne mit dem fibularen Rand des Caput internum des M. gastrocnemius, und endlich inseriert eine Sehne am tibialen Rand der Fibula in der Kniekehle.

Die Details der verschiedensten, aber bedeutungslosen Variationen dieses Muskelkomplexes bei den übrigen Lacertiliern werden aus Platzmangel übergangen. Nur bei *Gecko* sei das Verhalten der Portion 11 erwähnt. Sie teilt sich hier in zwei schlanke Muskel-



bündel, welche bereits weit vor der Insertion in zwei sehr zarte Sehnen übergehen; die mediale von ihnen verbindet sich mit der Endsehne des M. pubi-tib., um mit ihm am fibularen Rand des Capitulum fibulae zu inserieren, während die caudale Sehne selbständig am Caput tibiae inseriert (Abb. 9). Das caudale Muskelbündel ist proximal mit der langen Endsehne des M. caudi-fem. verwachsen. Bei *Chamaeleo* ist die Portion 9 nur proximal mit dem M. flex. tib. ext. und M. pub-isch.-tib. verbunden und inseriert selbständig an der Hinterseite des Condylus int. femoris. Die Portion 8 entspringt zusammen mit dem M. flex. tib. ext. und inseriert an der proximalen Tibia. Die Portion 11 geht in der Mitte des Oberschenkels in eine sehr schmale Sehne über, die sich mit dem distalen M. pubi-tib. vereinigt (Abb. 10). Der M. flex. tib. ext. vereinigt seine Sehne zum Teil mit der des M. ilio-fibularis, teils inseriert sie an der Beugeseite der proximalen Fibula und ein Teil verbindet sich am Unterschenkel mit der Endsehne des Caput internum gastrocnemii. Bei *Sphenodon* und den Sauriern werden alle Teile des Komplexes der Mm. flex. tib. int. et ext. durch den N. obturatorius posterior, der aus dem I. praesacralen Stamm und dem Sacralnerven seine Fasern erhält, innerviert.

Ein Vergleich des M. flex. tib. int. der *Crocodylia* mit dem der *Sauria* bereitet Schwierigkeiten. Eher ist der M. flex. tib. ext. wiederzuerkennen. Der M. flex. tib. int. liegt hier oberflächlich, da ja ein M. pub-isch.-tib. den Krokodilen fehlt. Er läßt sich bei *Crocodylus porosus* in drei Teile auflösen (Abb. 12). Ein oberflächlicher Teil entspringt dreiköpfig, ein zweiter auf der dorsalen Seite des Oberschenkels (Abb. 13) von der P. ilica. Der dritte Teil liegt dorsal vom ersten, der ihn fast völlig bedeckt. Er entspringt mit sehr dünner langer Sehne vom Margo posterior part. ischiad. und inseriert am Collum tibiae. Der M. flex. tib. ext. entspringt vom caudalsten Ende der P. ilica und vereinigt sich in der Kniekehle mit einem Teil des M. flex. tib. int. Eine lange, kräftige Sehne verläuft neben dem M. gastrocnemius (C. internum) bis zum Fuß, wo sie sich mit der Sehne dieses Muskels vereinigt (Abb. 12). Bei *Crocodylus* wird der Komplex zum Teil aus dem N. obturatorius anterior, zum anderen Teil aus dem N. obturatorius posterior innerviert, während der M. flex. tib. ext. von einem Ast aus dem Sacral- und dem I. post-sacralen Stamm versorgt wird. Auch bei den Schildkröten zeigt diese Muskelgruppe Verhältnisse, die weder an die *Sauria*, noch an die Krokodile anschließen. Sie liegt hier ebenso wie bei letzteren

oberflächlich auf der Beugeseite des Oberschenkels. Als *M. flex. tib. int.* kann bei *Testudo* nur ein schmaler sehniger Muskel angesehen werden, welcher von der Symphysis interischiadica und vom Lig. pubo-ischiadicum entspringt und erst distal fleischig wird. Der breite Hauptteil des Komplexes, der Lage nach dem *M. flex. tib. int.* der *Sauria* entsprechend, ist nach dem Verhalten seiner Sehne als *M. flex. tib. ext.* anzusprechen. Er entspringt vom Tuber ischii und wird dort sehnig, wo der *M. flex. tib. int.* fleischig wird. Teils inseriert er an der Tibia, teils geht eine Sehne über den fibularen Rand des Caput externum gastrocnemii, jedoch ohne Vereinigung mit ihm, in die Unterschenkel fascia über (Abb. 14). Gadow (1882) hält den *M. flex. tib. ext.*, zu dem in der Mitte des Oberschenkels noch ein schmaler Kopf stößt, der von den ersten 4 Schwanzwirbeln und vom caudalen Rand der *P. iliaca* entspringt, für den *M. flex. tib. int.* (er beschreibt nicht den Unterschenkelanteil der Sehne), übersieht den sehnigen *M. flex. tib. int.* und ist so der Meinung, daß ein *M. flex. tib. ext.* bei *Testudo* ganz fehle. Wieder anders liegen die Verhältnisse bei *Trionyx*. Der *M. flex. tib. int.* besteht aus zwei breiten Muskelplatten, an den *M. pub-isch.-tib.* der *Sauria* erinnernd (Abb. 16). Beide inserieren mit einer dünnen, flächigen Sehne an der Streckseite der Tibia. Der *M. flex. tib. ext.* besteht bei *Trionyx* aus zwei ventralen und einem selbständigen dorsalen Kopf. Bei *Chelonia* besteht der *M. flex. tib. int.* auch aus zwei breiten Teilen: der craniale entspringt zweiköpfig, teils vom Lig. pubo-ischiadicum und teils von der Symphysis interischiadica. Beide vereinigen sich kurz vor der Verbindung mit dem caudalen Teil und inserieren mit diesem gemeinsam. Der caudale Teil ist ein mächtiger Muskel, der vom 1. bis 4. Schwanzwirbel entspringt. Er liegt einer, die beiden Teile des *M. flex. tib. ext.* verbindenden Sehnenplatte auf und vereinigt sich früh mit dem cranialen Teil. Die gemeinsame Insertion erfolgt an der proximalen Tibia. Auch zieht ein Teil der Sehne zur Plantaraponeurose des *M. gastrocnemius*. Der *M. flex. tib. ext.* ist bei *Chelonia* zweiköpfig. Bei den Schildkröten sind der *N. obturatorius anterior* und *posterior*, bei *Chelonia imbricata* auch ein dünner Ast aus dem *N. postsacralis I* an der Innervation des Komplexes beteiligt. Die Funktion dieses Muskelkomplexes ist ein Nachhintenziehen des Beines und vor allem eine Beugung des Unterschenkels. Der Unterschenkelanteil der Sehne des *M. flex. tib. ext.* dient zur Verlängerung des Hebelarmes für die Flexion des Unterschenkels.

## 7. M. ischio-femoralis

Synonyme: M. Fürbringer: M. puboischio femoralis, s. Adductor, b. S.; C. Gorski: Adductor longus et brevis, b. Cr.; Adductor, b. S.; C. Hoffmann: Ischio femoralis, b. Ch.; St. G. Mivart: Adductor magnus, b. S.; G. Osawa: M. pubo ischio femoralis, b. Sph.; A. Perrin: Long fléchisseur du fémur, b. Sph.; C. Rabl: Adductor femoris, Nr. 12, b. S.; L. Ribbing: Adductor femoris; M. Sanders: Adductor magnus, b. S.; F. Sieglbauer: M. ischio femoralis, b. Ch.

Der M. ischio-femoralis liegt in der Tiefe der medialen Beugeseite des Oberschenkels und ist fast immer vom M. pub-isch.-tib. bedeckt. Nach seinem breiten Ursprung vom Lig. pubo-ischiadicum oder von der Symphysis interischiadica, meist aber von beiden, verjüngt er sich rasch und inseriert an der Unterseite des Femur. Bei *Sphenodon* entspringt er vom Lig. pubo-ischiadicum und inseriert an der Beugeseite des mittleren Drittels des Femur. Er wird vom N. obturatorius anterior und posterior versorgt. Bei den *Sauria* kann der Ursprung entweder nur von der Symphysis interischiadica (so bei *Varanus* [Abb. 3], *Trachysaurus* und *Chamaeleo*) oder auch nur vom Lig. pubo-ischiad. (*Lacerta*, *Gecko*, *Heloderma*) erfolgen. Bei allen übrigen untersuchten Lacertiliern entspringt er von beiden Stellen und vom caudalen Rand der P. ischiadica. Die Insertion erfolgt meist an der Unterseite des Femur, bei *Trachysaurus* am Trochanter internum. Bei *Chamaeleo* ist der Muskel zweiteilig. Die Teile verlaufen und inserieren nebeneinander (Abb. 10). Bei *Crocodylus* entspringt der M. ischio-fem. vom vorderen Rand der P. ischiadica, nahe der Symphyse. Er nimmt distal ein Bündel eines Kopfes des M. flex. tib. int. auf und auch ein schmales Bündel, welches vom Proc. praepubicus entspringt (Abb. 12), und inseriert am Femur. Er wird hier nur vom N. obturatorius anterior innerviert, ein Verhalten, das unter den *Sauria* auch bei *Lacerta*, *Gecko*, *Heloderma* und *Chamaeleo* festzustellen war. Bei den übrigen *Sauria* war auch der N. obturatorius posterior mit einem dünnen Ast an der Innervation des M. ischio fem. beteiligt. Bei *Testudo* ist der Muskel nach caudal verschoben. Er entspringt von der ventralen Fläche der P. ischiadica. *Trionyx* fehlt dieser Muskel. Bei *Chelonia* entspringt er vom Tuber ischii und inseriert an der Beugeseite der Femur-diaphyse. Auch bei den Schildkröten wird der M. ischio-fem. nur vom N. obturatorius anterior innerviert.

Die Funktion des M. ischio-femoralis ist ein Einwärts- und zugleich Nach-caudal-Ziehen des Oberschenkels. Bei *Lacerta*, *Gecko* und

*Heloderma*, wo er weit cranial nur vom Lig. pubo-ischiadicum entspringt, ist er ein reiner Adductor.

#### 8. M. pubi-tibialis

Synonyme: M. Fürbringer: Ileopectineo (pubo) tibialis profundus, b. S.; C. Gorski: Vorderer Schenkel des zweiköpfigen Muskels unter dem M. gracilis, b. S.; A. Günther: M. gracilis, b. Sph.; C. Hoffmann: Ischio tibialis, b. Ch.; St. G. Mivart: Tibial adductor, b. S.; G. Osawa: M. pubo tibialis posticus, b. Sph.; A. Perrin: Rotateur inverse de la cuisse, b. Sph.; C. Rabl: Pubotibialis s. Sartorius?, Nr. 3, b. S.; L. Ribbing: tieferer Teil des Flexor tibialis anterior; M. Sanders: Pelvo tibialis, b. S.; F. Sieglbauer: M. pubi tibialis, b. Ch.

Im allgemeinen ist der M. pubi-tibialis schmal und meist völlig vom M. pub-isch.-tib. bedeckt. Er überquert die Beugeseite des Oberschenkels (Abb. 3, 9). Er entspringt in der Gegend des Proc. praepubicus und inseriert an der proximalen Tibia in der Kniekehle. Bei *Sphenodon* erfolgt der Ursprung vom Tuberculum pubis. Zwischen dem M. femoro-tibialis und der Portion 11 des M. flex. tib. int. wendet er sich auf die Beugeseite des Femur, um seine Endsehne zwischen Fibula und Tibia hindurch zu senden und an der vorderen Kante des Tibiakopfes zu inserieren. Er wird bei *Sphenodon* durch Äste des N. obturatorius anterior und des N. femoralis innerviert. Bei den *Sauria* ist der Ursprung oft wechselnd und zweiköpfig. Oft kommt eine Verbindung mit der Portion 11 des M. flex. tib. int. zustande (*Agamidae*, *Tupinambis*, *Heloderma*). Bei *Varanus* liegen die beiden Köpfe übereinander. Der oberflächliche, breitere entspringt teils vom Proc. praepubicus, teils von der Aponeurose des M. pub-isch.-fem. int. (I), der tiefere Kopf vom ventralen Rand der P. pubica. Sie inserieren gemeinsam mit dünner Sehne an der proximalen Tibia (Abb. 3). Ähnlich verhält sich der Muskel bei *Heloderma*. Bei *Tupinambis* und *Iguana* ist der M. pubi-tib. dreiteilig. Bei *Physignathus* und *Amphibolurus* ist er einheitlich und entspringt nur vom medialen Teil der Aponeurose des M. pub-isch.-fem. int. Bei *Lacerta* ist der Ursprung kaum angedeutet zweiköpfig und erfolgt von der Aponeurose und einem Ligament, welches letztere und das Lig. pubo-ischiadicum verbindet (Abb. 8). Bei *Gecko* erfolgt die Insertion an der tibialen Seite des Capitulum fibulae. Bei *Trachysaurus* und *Chamaeleo* entspricht er dem Normalverhalten. Bei den *Sauria* wird der M. pubi-tibialis aus Zweigen des N. femoralis (*Tupinambis*, *Lacerta*, *Gecko*, *Trachysaurus*, *Chamaeleo*) oder vom N. obturatorius anterior (übrige) versorgt. Den *Crocodylia*



fehlt ein M. pubi-tib. typischer Ausbildung. Bei *Crocodilus porosus* entspringt ein schmales Bündel lateral von der P. pubica, welches jedoch schon in Verbindung mit dem M. ischio-fem. an der Beugeseite des Femur inseriert (Abb. 12). Es wurde von Gadow (1882) bei *Alligator mississippiensis* und *Crocodilus acutus* nicht beschrieben, Ribbing (1938) stellt es zum M. pub-isch.-fem. ext. Nach meiner Ansicht ist die Deutung dieses Bündels strittig. Es könnte auch ein M. pubi-tibialis sein, der seine Insertion an das Femur verlegt hat. Die Innervation war leider nicht mit Sicherheit festzustellen.

Bei *Testudo* ist der Muskel weit nach caudal gerückt und nur an seinem Ansatz an der Tibia zu erkennen. Er entspringt mit langer dünner Sehne vom Tuber ischii. Erst distal wird er fleischig und inseriert an der Beugeseite des Collum tibiae. Bei *Trionyx* entspringt der Muskel vom Lig. pubo-ischadicum und inseriert in der Kniekehle am Tibiakopf; ebenso verhält sich ein schwaches Bündel bei *Chelonia*. Bei den Schildkröten ist es der N. obturatorius anterior, der den M. pubi-tib. versorgt. Der Muskel unterstützt durch seine Funktion den M. flex. tib. int. bei der Beugung des Unterschenkels und bewirkt gleichzeitig mit dem Vorziehen der Extremität durch den M. pub-isch.-fem. int. eine schwache Adduction.

#### e) Muskeln der Streckseite des Oberschenkels (Extensoren, Adductoren)

##### 9. M. ambiens

Synonyme: M. Fürbringer: Ileopectineo tibialis s. Rectus femoris int., b. S.; C. Gorski: M. rectus femoris (innerer Schenkel), b. S.; Strecker des Unterschenkels, b. Cr.; A. Günther: Second and slender head of the Extensor cruris quadriceps, b. Sph.; C. Hoffmann: M. pubo tibialis, b. Ch.; St. G. Mivart: Rectus femoris, b. S.; G. Osawa: M. pubo tibialis, b. Sph.; A. Perrin: Extenseur superficiel de la jambe (Tête interne), b. Sph.; C. Rabl: Extensor femoris triceps, Caput acetabulare, Nr. 5 a, b. S.; L. Ribbing: Extensor tibiae (Ilio tibialis); M. Sanders: Rectus femoris, b. S.; F. Sieglbauer: M. extensor cruris, partim, b. Ch.

Dieser Muskel wird mit den beiden folgenden (M. extensor ilio-tibialis und M. femoro-tibialis) von vielen Autoren als ein gemeinsamer M. extensor triceps behandelt, da er mit diesen eine funktionelle Einheit bildet und eine gemeinsame Endsehne besitzt. Jedoch läßt die oft große Selbständigkeit der drei Teile eine getrennte Behandlung gerechtfertigt erscheinen. Der M. ambiens bildet die ventrocraniale Kante des Oberschenkels (Abb. 2). Er entspringt

meist von der lateralen P. pubica. Seine Sehne verschmilzt mit denen der Mm. extens. ilio-tib. und femoro-tib. zur gemeinsamen Extensorsehne, dem Lig. patellare. Bei *Sphenodon* entspringt der M. ambiens vom Tuberculum pubis sowie von der Hüftgelenkkapsel; er hängt auch mit der Aponeurose des M. pub-isch.-fem. int. (I) zusammen. Nur im distalen Teil ist er etwas mit dem M. extens. ilio-tib. verwachsen und bildet den oberflächlichen Teil der gemeinsamen Kniesehne. Er wird bei allen untersuchten Formen von einem Ast des N. femoralis innerviert. Bei den *Sauria* entspringt er meist von einem Tuberculum der lateralen P. pubica. Ausnahmen bilden: *Varanus*, bei dem er praeacetabular von der P. ilica entspringt; *Lacerta*, wo er außer vom Tuberculum pubis auch von der Spina ilei seinen Ursprung nimmt und *Gecko* (Ursprung vom Proc. praepubicus). Meist steht er beim Ursprung mit der Aponeurose des M. pub-isch.-fem. int. (I) in Verbindung. Er zieht dann über die Streckseite des Oberschenkels und vereinigt sich früher oder später mit dem M. extens. ilio-tib. und manchmal auch distal mit dem M. femoro-tib. (bei *Varanus*, *Uromastix*, *Chamaeleo*) zu einer gemeinsam inserierenden Muskelmasse. Die Extensorsehne zieht über den Sulcus intercondylicus fem. anterior zum Vorderrande des proximalen Tibiakopfes. Bei *Crocodilus* ist der M. ambiens zweiteilig (Abb. 12). Der Hauptteil entspringt mit kräftiger Sehne von der Spina ilei. Seine schmale Sehne läuft schräg über das Kniegelenk und vereinigt sich teils mit der gemeinsamen Extensorsehne (Abb. 13), teils setzt sie sich in den M. peroneus posterior fort. Dem Hauptteil liegt am cranialen Rande ein schmales Muskelbündel an. Bei den Schildkröten ist der M. ambiens viel schwächer als bei den *Sauria*. So entspringt er bei *Testudo* vom Proc. praepubicus, und vereinigt seine Sehne erst über dem Kniegelenk mit der gemeinsamen Extensorsehne. Bei *Trionyx* liegt der schmale Muskel ganz auf der Beugeseite und entspringt mit zarter Sehne von der lateralen P. pubica. Bei *Chelonia* nimmt der M. ambiens nur vom Lig. pubo-ischiadicum seinen Ursprung.

Der M. ambiens streckt im Verein mit den Mm. extens. ilio-tib. und femoro-tib. den Unterschenkel und hebt dabei das Bein etwas an.

#### 10. M. extensor ilio-tibialis

Synonyme: M. Fürbringer: Ileo-tibialis s. Rectus femoris externus, b. S.; C. Gorski: M. rectus femoris (äußerer Schenkel) b. S.; M. sartorius b. Cr.; A. Günther: Rectus portion of the Extensor cruris quadriceps, b. Sph.;

C. Hoffmann: M. ilio femoralis, b. Ch.; St. G. Mivart: Glutaeus maximus (mit Vorbehalt), b. S.; G. Osawa: M. ileo tibialis (M. extensor triceps) b. Sph.; A. Perrin: Extenseur superficiel de la jambe (Tête externe), b. Sph.; C. Rabl: Extensor femoris triceps, Caput iliacum, Nr. 5c b. S.; L. Ribbing: Extensor tibiae (Ilio extensorius); M. Sanders: Glutaeus maximus und Rectus femoris (partim), b. S.; F. Sieglbauer: M. ilio tibialis b. Ch.

Der bei *Sauria* und Krokodilen stets breite Muskel nimmt meist die craniale Hälfte der dorsalen Fläche des Oberschenkels ein (Abb. 4). Er liegt oberflächlich und entspringt stets mit einer

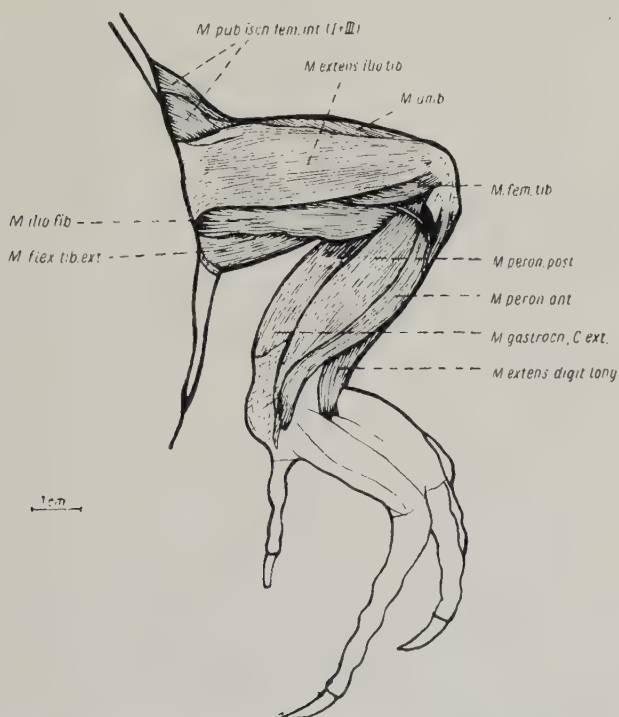


Abb. 4. *Tupinambis teguixin*, Dorsalansicht der rechten Hinterextremität nach Abtragung der Haut

flächigen Sehne von der P. ilica. Distal geht er ebenfalls in die gemeinsame Extensorsehne über. Bei *Sphenodon* ist der Muskel in einen schmalen cranialen und breiten, die dorsale Fläche des Oberschenkels bedeckenden Teil getrennt. Der craniale schmale Teil wird ausschließlich vom N. femoralis, der breite Hauptteil auch von einem Ast des N. peroneus innerviert. Bei den *Sauria* entspringt der M. extens. ilio-tib. mit breiter Sehne von der lateralen Fläche der

*P. ilica* (Abb. 4). Caudal kann der Ursprung auch noch vom Lig. ilio-ischiadicum erfolgen (*Agamidae*). Bei *Chamaeleo* besitzt er zwei Ursprungsköpfe. Der craniale Rand zeigt proximal oft eine schmale abgespaltene Portion (*Tupinambis*, *Agamidae*, *Iguana*, *Lacerta*, *Heloderma*). Diese entspringt getrennt von der Hauptursprungssehne vom cranialsten Teil der *P. ilica*. Bei den *Agamidae* und *Heloderma* ist die Sehne dieser Portion bis zur Insertion selbständig. Der Hauptteil verschmilzt früher oder später mit dem *M. femoro-tib.* Eine Vereinigung mit dem *M. ambiens* erfolgt bei den *Agamidae*, *Tupinambis nigropunctatus* und *Chamaeleo* erst ganz distal, bei den übrigen Formen schon früher. Über dem Kniegelenk geht die Sehne in die gemeinsame Extensorsehne über. Der Muskel wird bei den *Sauria* entweder ausschließlich durch den *N. femoralis*, bei den *Agamidae* auch durch den *N. ischiadicus* versorgt. Bei *Crocodilus porosus* verhält sich der Muskel wie bei den *Agamidae* (Abb. 13), wird aber nur durch den *N. femoralis* innerviert. Bei *Testudo* ist der *M. extens. ilio-tib.* dünn und spindelförmig und entspringt hier und bei *Trionyx* mit dünner Sehne vom dorsalen Ende der *P. ilica* (Abb. 14). Den *Trionychidae* kommt noch ein mächtig ausgebildeter Kopf des *M. extensor cruris* zu. Sieglbauer (1909) nennt ihn *Caput ischiadicum* (Abb. 16, 17). Er entspringt im Beckeninneren von der dorsalen Symphysis interischiadica und vom Lig. medianum und vom cranialen Rand der *P. ischiadica*, zieht schräg über das Foramen puboischadicum und schlägt sich über den nach caudal gerichteten Teil der *P. pubica*; auf der Streckseite des Oberschenkels geht er über dem Knie in die gemeinsame Extensorsehne über. Bei *Chelonia* verhält sich der *M. extensor ilio-tib.* dagegen wie gewöhnlich. Bei den Schildkröten wird er, sowie das *Caput ischiadicum* der *Trionychidae*, durch den *N. femoralis* innerviert.

Die Funktion des *M. extens. ilio-tib.* besteht neben der Streckung des Unterschenkels im Anheben und Abduzieren der Extremität. Bei *Trionyx* wird der Muskel durch seine breite Sehne zu einem Beuger des Kniegelenks.

#### 11. *M. femoro-tibialis*

Synonyme: *M. Fürbringer*: *Femoro tibialis externus* (s. *Vastus externus*); *b. S.*; *Femoro tibialis internus* (s. *Vastus internus*), *b. S.*; *C. Gorski*: *M. vastus internus*, *M. vastus externus*, *M. cruralis*, *b. S.* und *Cr.*; *C. Hoffmann*: *M. extensor cruris triceps*, *b. Ch.*; *St. G. Mivart*: *Crureus et vasti* *b. S.*; *G. Osawa*: *M. femoro tibialis*, *b. Sph.*; *A. Perrin*: *Extenseur super-*



ficiel de la jambe (Tête profonde) b. Sph.; C. Rabl: Extensor femoris triceps, Caput femorale, Nr. 5b, b. S.; L. Ribbing: Femoralteil des Extensor tibiae; M. Sanders: Vastus et Cruraeus, b. S.; F. Sieglbauer: M. extensor cruris (partim), b. Ch.

Der Muskel bildet den in der Tiefe liegenden Teil des Extensor cruris und ist von den beiden anderen Teilen fast gänzlich bedeckt. Bei den Schildkröten deutlicher in drei Vasti gegliedert (Abb. 15), bildet er bei den *Sauria* mehr oder weniger eine einheitliche Muskelmasse, die das Femur umhüllt und ausschließlich von ihm seinen Ursprung nimmt. Auch bei *Sphenodon* ist die Sonderung der lateralen Portionen nur unvollkommen. Er wird bei allen Formen durch den N. femoralis versorgt. Meistens ist es der ventrale Innenteil, der größere Individualität erkennen läßt und an der tibialen Seite der Kniegelenkkapsel inseriert. Auf der dorsalen Seite kommen Verbindungen mit dem M. ilio-femoralis vor (*Tupinambis*, *Uromastix*, *Amphibolurus*, *Trachysaurus*), während bei *Physignathus* der mediale Teil Fasern des M. pub-isch.-fem. int. (II) aufnimmt. Bei *Heloderma* kommt beides vor. Nach der Verschmelzung mit den beiden aufliegenden Mm. extens. ilio-tib. und ambiens zieht die gemeinsame Sehne zum Tibiakopf. Sie kann Einlagerungen enthalten (bei *Varanus*, *Tupinambis* und *Uromastix* knorpelig, bei *Trachysaurus* knöchern). Bei *Crocodylus* verhält sich der Muskel wie bei den *Sauria*, nur umschließen hier die gemeinsamen Sehnen des M. femoro-tib. und M. extens. ilio-tib. die des M. ambiens scheidenförmig. Bei *Testudo* bildet der M. femoro-tib. drei deutlicher getrennte, dickfleischige Köpfe. Bei *Trionyx* ist der Vastus externus der schwächste Kopf, der nur unvollkommen abgetrennt ist. Der Vastus medialis weist eine Kerbe auf, in die das C. ischiadicum eingebettet ist. Die gemeinsame Sehne umhüllt die Ursprungssehne des M. extens. long. digit. und inseriert zum größten Teil am Vorder- rand des Tibiakopfes, zum geringeren Teil auch am Capitulum fibulae.

In der Funktion ist der M. femoro-tibialis ein reiner Strecker des Unterschenkels.

## 12. M. ilio-fibularis

Synonyme: M. Fürbringer: Ileo-fibularis s. Glutaeus maximus, b. S.; C. Gorski: M. glutaeus maximus, b. S. und Cr.; C. Hoffmann: Ileo fibularis, b. Ch.; St. G. Mivart: Ileo-peroneal, b. S.; G. Osawa: M. ilio fibu-

laris. b, Sph.; A. Perrin: Déducteur de la jambe, b. Sph.; C. Rabl: Caput breve bicipitis? (Ilio-fibulare) Nr. 15, b. S.; L. Ribbing: Ilio fibularis, b. S.; M. Sanders: Biceps femoris, b. S.; F. Sieglbauer: M. ilio fibularis, b. Ch.

Der schlanke Muskel liegt am dorsocaudalen Oberschenkel, beim Ursprung von der P. ilica vom M. extens. ilio-tib. bedeckt (Abb. 4). Er inseriert an der Fibula. Bei *Sphenodon* zieht er zwischen dem M. extens. ilio-tib. und dem M. flex. tib. ext., sich allmählich verbreiternd, zum Unterschenkel, wo er lateral an der Fibula inseriert. Er wird hier vom N. peroneus versorgt. Bei den *Sauria* wechselt der bandförmige Muskel wenig. Er entspringt stets von der lateralen Fläche der P. ilica, beim Ursprung von der breiten Sehne des M. extens. ilio-tib. bedeckt. Er zieht über den Oberschenkel, tritt am Unterschenkel zwischen den Mm. peroneus und gastrocnemius (C. externum) ein und inseriert an der lateralen Fläche der proximalen Fibula. Bei *Chamaeleo* vereinigt der M. ilio-fib. einen Teil seiner Sehne mit der des M. flex. tib. ext. Sonst kommen bei den *Sauria* keine Abweichungen von dem beschriebenen Verhalten vor. Er wird teils von einem Ast des N. ischiadicus (*Agamidae*, *Iguana*, *Chamaeleo*) oder erst distaler durch den N. tibialis lateralis, der aus dem N. ischiadicus hervorgeht (*Tupinambis nigropunctatus*, *Gecko*), innerviert. Bei *Lacerta* neben dem N. tibialis lat. auch noch vom N. peroneus. Bei den übrigen Lacertiliern erfolgt die Innervation durch den N. peroneus allein. Der M. ilio-fib. besteht bei *Crocodilus* aus zwei bandförmigen Portionen (Abb. 13). Die mediale verbindet ihre Sehne mit der Endsehne des M. extens. ilio-tib., die caudale Portion verbindet sich teils mit dem C. externum gastrocnemii, teils mit dem M. peroneus und inseriert schließlich an der Fibula. Bei *Crocodilus* innerviert der N. ischiadicus den Muskel. Bei *Testudo* entspringt der bandförmige Muskel vom dorsalen Ende der P. ilica (Abb. 14). Bei *Trionyx* ist er gänzlich vom breiten M. extens. ilio-tib. bedeckt (Abb. 17). Bei *Chelonia* (Abb. 18) ist er breit und inseriert mit ebensolcher Sehne, die vom N. peroneus durchbohrt wird, an der Fibula. Bei den Schildkröten innerviert immer der N. peroneus den Muskel.

Die Funktion des M. ilio-fibularis ist bei den Schildkröten nur eine Beugung des Unterschenkels, bei den *Sauria* auch eine Abduction der ganzen Extremität dorsocaudalwärts. Bei *Crocodilus* dient besonders die Portion, welche sich mit dem M. extens. ilio-tib. vereinigt, zur Abduction der Extremität.

## 13. M. ilio-femoralis

Synonyme: M. Fürbringer: Ileo femoralis s. Glutaeus medius, b. S.; C. Gorski: M. glutaeus medius, b. S. und Cr.; A. Günther: Iliacus internus, b. Sph.; C. Hoffmann: Ileo testis femoralis, b. Ch.; St. G. Mivart: Glutaeus medius, b. S., Glutaeus primus et tertius b. Chamaeleo parsonii; G. Osawa: M. ilio femoralis, b. Sph.; A. Perrin: Déducteur du fémur, b. Sph.; C. Rabl: Iliofemoralis (= Glutaeus medius et minimus?) Nr. 18, b. S.; L. Ribbing: Abductor femoris; M. Sanders: Glutaeus medius, b. S.; F. Sieglbauer: M. ilio femoralis, b. Ch.

Der kurze, fast dreieckige Muskel liegt dorsal in der Tiefe des proximalen Oberschenkels, bei den Schildkröten schon weit cranial vom Stamm entspringend. Er inseriert stets dorsal am proximalen Femur. Bei *Sphenodon* entspringt er von der lateralen Fläche der P. ilica und wird aus dem N. femoralis und aus dem N. peroneus innerviert. Bei den *Sauria* ist auch dieser Muskel sehr konservativ. Er entspringt von der lateralen Fläche der P. ilica, cranial vom M. ilio-fib., zieht in einem kurzen Bogen über die Hüftgelenkkapsel, und inseriert am proximalen Femur. Bei *Lacerta* dehnt sich die Insertion fast bis zum Condylus ext. fem. aus. Bei *Chamaeleo* begleitet den M. ilio-fem. am caudalen Rande ein zarter Muskel (Mivart [1870] nennt ihn bei *Chamaeleo parsonii* Glutaeus tertius). Auch bei den *Sauria* hat der M. ilio-fem. Doppelinnervation: von einem Ramus muscul. des N. ischiadicus oder N. peroneus an der caudalen und einem des N. femoralis an der cranialen Seite. Bei *Crocodilus porosus* ist der M. ilio-fem. innigst mit dem M. caud. fem. verschmolzen, dessen cranialen Teil er bildet. Bei *Testudo* entspringt der Muskel außer von der P. ilica auch weit cranial vom 17. und 18. Wirbel und den benachbarten Teilen des Carapax. Er ist mit dem Teil III des M. pub.-isch.-fem. int. verwachsen (Abb. 15) und inseriert am Trochanter ext. zusammen mit dem M. caud.-ilio-fem. (Abb. 14). Bei *Trionyx* erfolgt der Ursprung von 3 praesacralen Wirbeln, dem Carapax und von der lateralen Fläche der P. pubica; bei *Chelonia* nur von der lateralen P. ilica. Bei *Chelonia* und *Testudo* konnte nur der Ast aus dem N. peroneus, bei *Trionyx* auch der aus dem N. femoralis als innervierende Nerven nachgewiesen werden. Bei den *Lacertilia* und bei *Sphenodon* besteht die Funktion des M. ilio-fem. im Heben und Vorziehen des Oberschenkels. Sie wird bei *Chamaeleo* noch durch einen weiteren Muskel unterstützt. Bei den Schildkröten ist die Beugung im Hüftgelenk und geringe Auswärtsrotation durch seine auf den Trochanter ext. fem. beschränkte Insertion wenig wirksam.

## d) Schwanzmuskeln mit Insertion am Becken und Oberschenkel

## 14. M. caudi-femoralis

Synonyme: M. Fürbringer: Coccygeo-femoralis longus s. Pyriformis, b. S.; C. Gorski: M. femoro coccygeus, b. Cr. und S.; A. Günther: Extensor femoris caudalis, b. Sph.; St. G. Mivart: Femorocaudalis, b. S.; G. Osawa: M. coccygeo femoralis longus, b. Sph.; A. Perrin: Déducteur caudal inférieur de la cuisse, b. Sph.; C. Rabl: Caudofemoralis (Piriformis) Nr. 13, b. S.; L. Ribbing: Retractor dorsalis; M. Sanders: Pyriformis, b. S.

Der M. caudi-femoralis ist stets ein äußerst kräftiger, meist zylindrisch gestalteter Muskel, der ventrolateral von einer wechselnden Zahl von Schwanzwirbeln und deren Chevrons entspringt (Abb. 5). Er wird von der oberflächlichen Schwanzmuskulatur be-

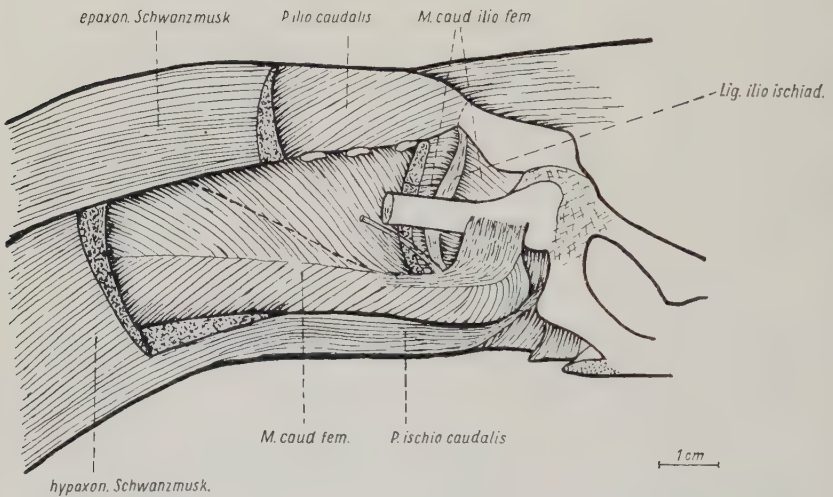


Abb. 5. *Tupinambis nigropunctatus*, Lateralansicht der Schwanzwurzel nach Abtragung aller Beckenmuskeln, der oberflächlichen ep- und hypaxonalen Schwanzmuskulatur (partim) und des M. caudiliofem. (partim); gestrichelte Linie zeigt sein Aufliegen auf den M. caudifemoralis

deckt. Die Insertion erfolgt mit breiter Sehne am proximalen Femur, dort immer mit dem M. caudiliofemoralis in Beziehung tretend. Vor der Insertion zweigt eine dünne Sehne ab, die, den N. ischiadicus in seine beiden Hauptstämme teilend, in der Tiefe der Beuge- seite über den Oberschenkel verläuft. Sie inseriert in der Kniekehle und kann auch mit dem M. gastrocnemius in Verbindung stehen, wodurch der Muskel funktionell interessant ist. Bei *Sphenodon* entspringt der M. caudifem. von den Ventralflächen der Proc. trans-



versi und den Chevrons der 8 vorderen Caudalwirbel und inseriert mit seiner Hauptsehne am Femur. Vorher sendet er noch die schmale Sehne in die Kniekehle, wo sie in die Ursprungssehne des M. gastrocnemius (C. externum) übergeht. Der Muskel wird hier durch Äste aus dem I. und II. postsacralen Stamm innerviert. Bei den *Sauria* ist der M. caudi fem. der kräftigste Muskel der Schwanzwurzel. Er wird nach caudal immer schmaler und ist verschieden weit in den Schwanz hinein zu verfolgen. Bei *Varanus* nahm er seinen Ursprung von den 2 Sacral- und 24 postsacralen Wirbeln, bei *Tupinambis* außer von den Sacralwirbeln noch von 18 postsacralen Wirbeln. Bei den *Agamidae* schwankt die Zahl der Ursprungswirbel von 11 (*Uromastix*) bis 14 (*Amphibolurus*). Bei *Iguana* und *Lacerta* sind es 12, bei *Gecko* nur 5 postsacrale Wirbel. Bei *Heloderma* und *Trachysaurus* ist der Muskel infolge der Reduktion des Schwanzes verkümmert; er benützt 6 Schwanzwirbel zum Ursprung. Am kürzesten und schwächsten ist er bei *Chamaeleo* ausgebildet. Der M. caudi-fem. ist hier fast dreieckig und entspringt von den beiden Sacral- und 3 postsacralen Wirbeln. Die kräftige Insertionssehne ist bei den *Sauria* meist in der Mitte des Muskels eingebettet (Abb. 5). Sie inseriert am proximalen Femur gemeinsam mit der Sehne des M. caud-ilio-fem. Immer zieht vor dieser Insertion die schmale Sehne zur Kniekehle, die sich mit dem C. ext. gastrocnemii verbindet oder am Caput tibiae (*Tupinambis*, *Iguana*), an der proximalen Fibula (*Agamidae*) oder am Condylus ext. fem. und an der Hinterfläche des C. fibulae (*Lacerta*) inseriert. Bei *Chamaeleo* durchbohrt diese Sehne das C. externum gastrocnemii und inseriert am Condylus ext. fem. Auch bei den *Sauria* erfolgt die Innervation des M. caudi-fem. in der Hauptsache aus dem I. und II. postsacralen Nervenstamm, doch sind auch caudale Spinalnerven beteiligt. Bei *Crocodylus porosus* ist der M. caudi-fem. zweiteilig. Der caudal gelegene Hauptteil entspringt von den 2 Sacral- und vom 1. bis 12. postsacralen Wirbel. Er inseriert am ventralen Femur. Die runde Sehne, die im rechten Winkel von der Hauptsehne abzweigt, vereinigt sich in der Kniekehle vollständig mit dem C. ext. des M. gastrocnemius (Abb. 13). Der vordere kleinere Teil entspringt von den 2 Sacral- und dem 1. postsacralen Wirbel und etwas von der P. ischiadica. Er inseriert caudal vom Hauptteil am Femur. Bei *Crocodylus* innervieren auch Äste aus dem I. und II. postsacralen Stamm den zweiteiligen Muskel. Den Schildkröten fehlt ein solcher Muskel im Zusammenhang mit der Umgestaltung der Schwanz-

region. Über die Funktion des M. caudi-fem. siehe im vergleichenden Teil.

#### 15. M. caud-ilio-femoralis

Synonyme: M. Fürbringer: Coccygeo femoralis brevis s. Subcaudalis, b. S.; H. Gadow: M. caudi ilio femoralis; C. Gorski: Auswärtsroller des Oberschenkels, b. S. und Cr.; Hoffmann: M. sacro femoris, b. Ch.; St. G. Mivart: Piriformis s. Glutaeus secundus, b. Sph.; A. Perrin: Déducteur supérieur de la cuisse, b. Sph.; G. Osawa: M. coccygeo femoralis brevis, b. Sph.; C. Rabl: Piriformis, Nr. 14, b. S.; L. Ribbing: Retractor ventralis; M. Sanders: Quadratus femoris, b. S.; F. Sieglbauer: M. piriformis, b. Ch.

Der Muskel ist immer um vieles kürzer und schwächer als der M. caudi-fem., dessen cranialen Teil er dorsolateral aufliegt. Auch verbindet der M. caud-ilio-fem. stets seine Endsehne mit diesem zur gemeinsamen Insertion. Er kann wohl als Fortsetzung oder Abspaltung des M. caudi-fem. betrachtet werden. Der M. caud-ilio-fem. entspringt nach meiner Auffassung bei *Sphenodon* ventral von den Proc. transversi des 2. Sacral- und der 4 postsacralen Wirbel; er liegt dem cranialen Teil des M. caudi-fem. auf und inseriert am Lig. ilio-ischiadicum, von dem in scheinbarer Fortsetzung der M. flex. tib. ext. entspringt. Es besteht kein Anlaß, dieses Ligament mit Gadow (1882) als Zwischensehne des M. flex. tib. ext. anzusehen. Der M. caud-ilio-fem. entspricht der Gestalt und Lage nach genau dem der Saurier, nur endet er bei *Sphenodon* am Lig. ilio-ischiad., bei diesen verbindet er dagegen seine Endsehne mit der des M. caudi-fem. Für diese Deutung spricht auch, daß die Insertionssehne des M. caudi-fem. jene schmale Sehne zur Kniekehle und zum M. gastrocnemius sendet. Somit kann dieser vordere Teil des M. caudi-fem. nicht ein M. caud-ilio-fem. sein, der ohne sichtbare Grenze in den M. caudi-fem. übergeht, wie Gadow (1882, op. cit. p. 389) meint, da dieser ein solches Verhalten nie aufweist. Der M. caud-ilio-fem. wird bei *Sphenodon* durch einen Ast aus dem I. postsacralen Nervenstamm innerviert. Bei den *Sauria* entspringt er von einer wechselnden Zahl von Caudalwirbeln, zuweilen auch von der P. ilica (*Varanus*, *Lacerta*, *Gecko*, *Trachysaurus*) und vom Lig. ilio-ischiad. (*Uromastix*, *Gecko*), unter dem er sonst hindurchzieht (Abb. 5). Teilweise ist der Muskel mit dem M. caudi-fem. verwachsen (*Varanus*, *Lacerta*). Die Insertion erfolgt in Verbindung mit der Sehne des M. caudi-fem. am proximalen Femur. Abweichend ist der Muskel bei *Chamaeleo*. Er entspringt hier nur von der P. ilica

und inseriert an der Streckseite des Femur. Auch bei den *Sauria* wird er aus dem I. postsacralen Stamm innerviert. Bei *Crocodylus* verhält sich der M. caud-ilio-fem. wie bei *Chamaeleo* und bildet den hinteren Teil der gemeinsamen Muskelmasse mit dem M. ilio-fem. Er wird hier aus einem Ast des Sacralnerven versorgt. Im Gegensatz zum M. caudi-fem. ist der M. caud-ilio-fem. bei den Schildkröten — wenn auch sehr verschieden von dem der *Sauria* — sehr wohl ausgebildet. Er verlegt hier seinen Ursprung in die Tiefe des medialen Beckens. Bei *Testudo* entspringt er von der P. ilica und von der ventralen Fläche des Sacral- und der ersten 4 postsacralen Wirbel, sowie etwas von der Symphysis sacroiliaca in der Tiefe des Beckens (Abb. 15). Im distalen Teil ist er ähnlich wie bei *Crocodylus* mit dem M. ilio-fem. verwachsen und inseriert zusammen mit diesem am Femur. Bei *Trionyx* bildet der Muskel eine voluminöse Masse, die unter dem Teil 3 des M. flex. tib. ext. liegt. Sie entspringt von der Symphysis sacroiliaca, den Sacralwirbeln und der P. ilica und zieht in kurzem Bogen zum Femur. Bei *Chelonia* dehnt sich der Ursprung noch auf zwei postsacrale Wirbel aus. Die Innervation erfolgt hier aus dem Sacralnerven, bei *Testudo* und *Trionyx* aus dem Ursprungsteil des N. peroneus. Bei den Schildkröten beschränkt sich die Funktion des M. caud-ilio-fem. darauf, das Femur etwas caudal zu ziehen und das Hüftgelenk zu strecken. Über die Funktion bei den anderen Formen im vergleichenden Teil.

#### 16. M. ilio-ischio-caudalis

Synonyme: M. Fürbringer: Ilio coccygeus und Ischio coccygeus, b. S.; C. Gorski: M. ischio coccygeus, b. Cr. und S.; St. G. Mivart: Caudal muscles (Ileo caudal und Ischio caudal), b. S.; G. Osawa: M. coccygeo iliacus und M. coccygeo ischiadicus, b. Sph.; A. Perrin: M. ischio caudal, b. Sph.

Bei diesem Muskel ist eine dorsale Pars ilio-caudalis und eine ventrale Pars ischio-caudalis zu unterscheiden, die auch als selbständige Muskelindividuen betrachtet werden können. Sie stellen die Ansatzköpfe der epaxonischen und hypaxonischen Schwanzmuskulatur dar (Abb. 5). Bei *Sphenodon* liegt die P. ilio-caudalis den Schwanzwirbeln und deren Proc. transv. auf. Sie inseriert an der Spina posterior sowie an der Innenfläche der P. ilica. Die P. ischio-caudalis inseriert am Tuber ischii. Die P. ilio-caud. wird durch Rami dorsales der caudalen Spinalnerven, die P. ischio-caud. aus dem I. und II. postsacralen Stamm innerviert. Ebenso ist die Inner-

vation bei den *Sauria*. Der Muskel ist hier wenig wechselnd und zeigt im allgemeinen dasselbe Verhalten wie bei *Sphenodon*. Eine Ausnahme bildet *Chamaeleo* im Zusammenhang mit der Ausbildung des Wickelschwanzes. Die schmale P. ischio-caud. ist mit Ursprüngen von den Schwanzwirbeln fast bis zum Schwanzende zu verfolgen. Bei *Heloderma* und *Trachysaurus* ist die P. ilio-caud. fast nicht individualisiert; bei *Chamaeleo* aber über 15 Caudalwirbel in den Schwanz hinein zu verfolgen. Bei *Crocodylus* inseriert die P. ischio-caud. am Margo post. part. ischii. Die P. ilio-caud. am 1. Caudalwirbel und an der Spina ilei. Die Innervation erfolgt wie bei den *Sauria*. Durch die Differenzierung der Schwanzmuskulatur ist es bei den Schildkröten nicht leicht möglich, die einzelnen hier vorhandenen Muskeln auf das Verhalten der *Sauria* und Krokodile zurückzuführen. Da auch nur 3 Vergleichsformen untersucht wurden, unterbleibt eine Darstellung der Schwanzmuskeln der Schildkröten.

#### e) Muskeln der Beugeseite des Unterschenkels

17. M. gastrocnemius (Caput externum [s. femorale,] Caput internum [s. tibiale])

Synonyme: M. Fürbringer: Epitrochleo metatarsalis ventralis fibularis s. Gemellus externus und Epitrochleo tibiometatarsalis ventralis s. Gemellus internus, b. S.; A. Günther: M. gastrocnemius und M. soleus, b. Sph.; C. Hoffmann: Femoro tibialis tarsum metatarsum V, b. Ch.; St. G. Mi-vart: Gastrocnemius lateralis und Plantaris, b. S.; G. Osawa: M. gastrocnemius (C. femorale und C. tibiale) b. Sph.; A. Perrin: Fléchisseur superficiel des doigts und Deducteur superficiel du cinquième doigt, b. Sph.; C. Rabl: Suralis (C. femorale Nr. 19a und C. femoro tibialis, Nr. 19b) b. S.; L. Ribbing: Flexor digitorum primordialis communis (Gastrocnemius ext. und int.); M. Sanders: Flexor perforatus digitorum und Soleus, b. S.; F. Sieglbauer: M. gastrocnemius, b. Ch.

Der M. gastrocnemius bildet den stärksten oberflächlichen Beuger am Unterschenkel (Abb. 2, 4, 8). Er ist stets zweiteilig; beide Köpfe bilden mit ihrer Sehne die Plantaraponeurose, die wieder plantaren Zehenmuskeln zum Ursprung dient. Das C. ext. entspringt bei *Sphenodon* vom Condylus ext. fem., dort mit der schmalen Endsehne des M. caudi-fem. verbunden. Es bildet am Fuß die tiefere Lage der Plantaraponeurose, die sich etwas am fibularen Fußrand ansetzt und in drei Sehnenbögen endet, die dem M. flex. digit. comm. sublimis als Ursprung dienen. Das C. internum (Abb. 1) entspringt vom Caput und Collum tibiae. Der breite Muskel vereinigt sich am distalen Unterschenkel mit einer Endsehne des M. flex. tib. ext. und geht



dann in eine dünne subcutane Plantarfascie über, die sich tibial am Tarsale proximale, fibular am Metatarsus V sowie an der Grundphalanx der 5. Zehe anheftet und über die Planta ausstrahlt. Beide Köpfe werden bei *Sphenodon*, den *Sauria* und den Schildkröten vom N. tibialis medialis innerviert. Der N. tibialis lateralis durchbohrt das C. ext. und verläuft an seiner Unterseite, jedoch ohne es zu innervieren. Bei den *Sauria* entspringt das C. externum vom Condylus ext. fem. Die lange Sehne des M. caudi-fem. geht in diese Ursprungssehne über, falls sie nicht direkt an knöchernen Elementen inseriert. Es zieht dann über die fibuläre Beugeseite des Unterschenkels, distal vom C. internum bedeckt (Abb. 9, 10). Auf der Sohle bildet das C. externum den tieferen Teil der Plantaraponeurose, die breit zur 3. und 4. Zehe ausläuft. Sie inseriert am Proc. hamatus metatarsi V und nimmt auch Anteil an der Bildung des

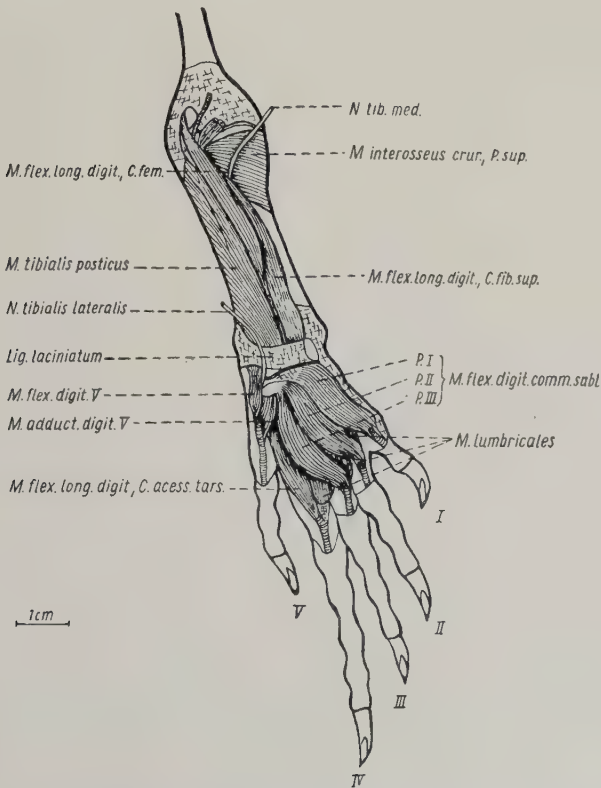


Abb. 6. *Uromastix acanthinurus*, Beugeseite des linken Unterschenkels und Fußes nach Abtragung der Mm. gastrocnemius, peroneus ant. und post. und tibialis ant.

Lig. laciniatum (Rabl, 1916), welches hauptsächlich vom M. peroneus posterior gebildet wird (Abb. 6). Bei *Lacerta* und *Gecko* inseriert die Plantaraponeurose auch am Tarsale proximale. Bei *Chamaeleo* vereinigt sich das C. ext. distal mit dem C. internum und inseriert mit diesem. Das C. internum der *Sauria* bedeckt die mediale und tibiale Beugeseite des Unterschenkels (Abb. 2). Es entspringt meist zweiköpfig (nicht bei *Gecko* und *Chamaeleo*) an der Tibia. Distal bildet das C. int. mit seiner flächenhaften Sehne den oberflächlichen Teil der Plantaraponeurose (Abb. 8). Abweichend ist die Insertion bei *Chamaeleo*, wo sich beide Köpfe zu einer starken Sehne vereinigen. Diese inseriert, verstärkt durch einen Sehnenanteil des M. flex. tib. ext., dorsal am herausragenden Plantarbein. An seiner fibularen Seite begleitet das C. int. bei den *Sauria* ein Sehnenstreifen des M. flex. tib. ext. (außer bei *Gecko* und *Heloderma*) und geht distal in den Muskel über. Bei *Crocodylus porosus* nimmt das C. externum beim Ursprung vom Condylus auch die Sehne des M. caudi-fem. auf (Abb. 13). Der Hauptteil der Ansatzsehne strahlt breit über die Planta aus und inseriert an den Grundphalangen der 1. bis 3. Zehe, ein Teil auch am rudimentären Metatarsale V. Sie dient auch hier den kurzen Zehenbeugern zum Ursprung. Das C. internum ist eine flache Muskelplatte (Abb. 12), die von der Tibia entspringt und am äußersten Rand des Metatarsus V inseriert. Bei *Crocodylus porosus* ist an der Innervation des C. ext. neben dem N. tibialis medialis auch ein dünner Ast des N. tibialis lateralis beteiligt; das C. internum wird nur vom N. tibialis medialis innerviert. Bei den *Chelonia* entspringt das C. externum vom Condylus fib. fem. (Abb. 14) und bedeckt die fibulare Beugeseite des Unterschenkels. Es zieht dann schräg tibial unter die breite Aponeurose des C. internum, die tiefere Schicht der Plantaraponeurose bildend (Abb. 14, 16). Diese inseriert plantar am Os tarsale V. Das C. internum entspringt bei *Testudo* einheitlich von der Tibia und bedeckt distal mit seiner breiten Sehne das C. externum. Diese geht in die Fascie des Unterschenkels und der Fußsohle als oberflächliche Schicht über (Abb. 14). Sie haftet am Os tarsale V und an der Basis des Metatarsale IV. Bei *Trionyx* und *Chelonia* wird der Ursprung des C. internum durch den Ansatz des M. flex. tib. int. in zwei Teile geteilt. Sie vereinigen sich distal, werden früh sehnig und bilden die oberflächliche Plantaraponeurose.

Das C. externum bewirkt eine Adduction des Unterschenkels an das Femur, beide Köpfe eine Plantarflexion des Fußes und der

Zehen. Bei *Chamaeleo* beschränkt sich die Plantarflexion auf den Fuß. Bei *Crocodilus* bewirkt der *M. gastrocnemius* eine stärkere Pronation des Fußes, als dies bei den *Lacertilia* der Fall ist.

### 18. *M. flexor longus digitorum*

Synonyme: *M. Fürbringer*: Epicondylo metatarsalis digitalis ventralis sublimis s. *Flexor perforatus* (partim) und Epicondylo fibulo tibio digitalis ventralis profundus s. *Flexor perforans*, b. S.; A. Günther: *Flexor digitorum communis longus*, b. Sph.; C. Hoffmann: *Femoro fibulari digiti I—V*, b. Ch.; St. G. Mivart: *Flexor longus digitorum*, b. S.; G. Osawa: *M. flexor digitorum communis profundus*, b. Sph.; A. Perrin: *Fléchisseur des doigts*, b. Sph.; C. Rabl: *Flexor digitorum communis longus*, Nr. 20, b. S.; L. Ribbing: *M. flexor digitorum communis profundus*; M. Sanders: *Flexor perforans digitorum*, b. S.; F. Sieglbauer: *M. flexor perforans cruris*, b. Ch.

Der stets mehrteilige Muskel liegt auf der Beugeseite des Unterschenkels (Abb. 3, 6) und ist immer durch die Köpfe des *M. gastrocnemius* bedeckt. Auf der Fußsohle verbreitert sich die Endsehne zu einer Platte, welche noch accessorische Köpfe des Muskels aufnimmt und sich dann in 5 kräftige Beugesehnen, welche über die plantaren Flächen der Zehen laufen, aufspaltet (Abb. 7). Bei

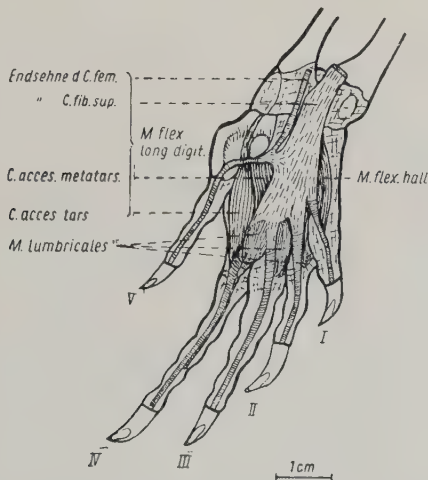


Abb. 7. *Uromastix acanthinurus*, Planta des linken Fußes: 2. plantare Schicht nach Abtragung der *Mm. flex. digit. comm. subl.*, *flex. digiti V* und *adductor digiti V*

*Sphenodon* ist der stärkste Ursprungskopf das *C. femorale*, welches vom Condylus ext. fem. entspringt, sich jedoch bald mit der Haupt-

masse des M. flex. long. digit. vereinigt. Ein viel schwächeres C. internum nimmt seinen Ursprung von der Sehne des M. flex. tib. ext., welche dieser auf den Unterschenkel sendet. Zwei weitere Köpfe, das C. fibulare superius et inferius, entspringen von der Fibula und dem Tarsale proximale. Die Hauptsehne bildet distal vom Intertarsalgelenk eine dreieckige Sehnenplatte, die sich bald in die 5 Beugesehnen auflöst, die durch die Sehnenschlitze des M. flex. digit. comm. sublimis hindurchtreten und an den Endphalangen aller Zehen inserieren. Auf der Fußsohle treten noch zwei Köpfe zur Hauptsehne. Das C. accessorium tarsale und das C. accessorium metatarsale. Das C. femorale, fibulare superius und internum des M. flex. long. digit. wird bei *Sphenodon* von Ästen des N. tibialis medialis versorgt. Das C. fibulare inferius und die plantaren Köpfe von Ästen des N. tibialis lateralis. Das Verhalten der einzelnen Köpfe wechselt bei den *Sauria* sehr. Bei *Uromastix* kommt der Muskel dem typischen Verhalten am meisten nahe. Im folgenden werden nur mehr die Abweichungen davon beschrieben. Bei *Uromastix* (Abb. 6, 7) entspringt das schmale C. femorale vom Condylus fib. fem. und liegt der proximalen Hälfte des C. fibulare superius auf, mit dem es sich unter der Mitte des Unterschenkels vereinigt. Seine schmale Sehne ist jedoch gut nach distal zu verfolgen. Sie tritt unter dem Lig. laciniatum durch und läuft unter dem Tuberositas metatarsi V, wo sie kurz mit der Hauptsehne verbunden ist, auf die Beugeseite der 5. Zehe, um an der Endphalanx zu inserieren (Abb. 7). Das C. fibulare superius bildet bei *Uromastix* die Hauptmasse des M. flex. long. digit. Es entspringt von der Innenfläche der proximalen Fibula. Seine kräftige Sehne tritt unter dem Lig. laciniatum auf die Sohle, wo sie sich zunächst verbreitert und dann in die Beugesehnen der 1. bis 4. Zehe aufteilt, die an den Basen der Endphalangen inserieren (Abb. 7). Das C. accessorium tarsale ist sehr selbständig und entspringt mit langer Sehne vom Tarsale proximale. Sie zieht unter der 5. Beugesehne durch. Der spindelförmige Muskel vereinigt sich erst proximal vom Metatarsophalangalgelenk mit der 4. Beugesehne des C. fibulare superius. Das C. accessorium metatarsale entspringt als breite Muskelplatte von der Tuberositas metatarsi V, zieht schräg tibial und tritt von dorsal an die Sehnenplatte des C. fib. sup. heran. Ein C. fibulare inferius fehlt bei *Uromastix*, ebenso bei *Amphibolurus* und *Physignathus*. Bei diesen beiden fand sich noch ein schmaler Kopf, der von der proximalen Fibula seinen Ursprung



nahm, das C. femorale begleitete und distal mit der gemeinsamen Hauptsehne verschmolz. Er ist wohl als Abspaltungsprodukt des C. femorale aufzufassen. Das C. femorale entspringt bei *Varanus* und *Tupinambis* zusammen mit dem C. ext. gastrocnemii vom Condylus fib. fem. Es ist ab der Hälfte des Unterschenkels nur mehr sehnig ausgebildet. Außerdem nahm bei *Varanus* ein zusätzliches Bündel von der Sehne des M. flex. tib. int. seinen Ursprung und verschmolz distal mit dem C. fib. sup. (Abb. 3). Bei *Varanus* besitzt der M. flex. long. digit. ein C. fib. inferius, welches vom Tarsale proximale entspringt und dorsal an der Hauptsehne inseriert. Auch bei *Tupinambis* ist jener Kopf vorhanden, der von der proximalen Fibula entspringt, sich aber bald mit dem C. femorale vereinigt. Bei *Iguana* bildet das C. femorale den Hauptteil des M. flex. long. digit.; es ist distal mit dem M. tibialis posticus verbunden. Ein C. fib. inferius ist vorhanden, fehlt dagegen bei *Lacerta*. Das C. femorale ist bei *Gecko* oberflächlich zu sehen, da es proximal nicht vom M. gastrocnemius bedeckt ist (Abb. 9). Die Sehne des C. fib. sup. bildet bei *Gecko* keine flächenhafte Verbreiterung; ein C. fib. inf. fehlt hier. Bei *Heloderma* ist ein solches vorhanden. Bei *Trachysaurus* verliert sich die Sehne des C. femorale am fibularen Rand der Hauptsehne, welche vom C. fib. sup. gebildet wird. Sie schließt beim Übertritt über das Intertarsalgelenk ein Sesambein ein. Ein C. accessorium tarsale und ein C. fib. inferius fehlen. Bei *Chamaeleo* verhält sich das C. femorale normal. Das C. fib. superius entspringt vom Condylus fib. fem. und von der proximalen Fibula. Seine kräftige Sehne läuft über das Intertarsalgelenk. Unter dem C. fibulare sup. liegt bei *Chamaeleo* noch ein C. internum, welches von der tibialen Seite der Fibula entspringt und den Raum zwischen den Unterschenkelknochen ausfüllt. Es sendet eine lange Sehne neben der des C. fib. superius über das Intertarsalgelenk. Ein C. fibulare inferius und die plantaren Köpfe fehlen infolge der Umgestaltung zum Greiffuß. Die Sehnen aller drei Portionen ziehen in der Rinne, tibial vom Plantarbein, auf die Planta des Fußes und bilden Beugesehnen für alle Zehen. Bei den *Sauria* wird das C. femorale und das C. fibulare superius vom N. tibialis medialis, die plantaren Köpfe und, wenn vorhanden, das C. fibulare inferius durch den N. tibialis lateralis versorgt. Das C. femorale des M. flex. long. digit. entspringt bei *Crocodilus porosus* vom Condylus ext. fem. und liegt dem C. fibulare superius auf. Es zieht in den Sulcus zwischen Synfibulare und

Syntibiale, wo es sich mit dem C. fibulare superius vereinigt. Dieses bildet hier den Hauptteil und vereinigt sich in der Mitte des Unterschenkels mit dem C. fibulare inferius. Seine Sehne verbreitert sich auf der Fußfläche zu einer dreieckigen Platte, aus der die Beugeschnen für die 1. bis 3. Zehe hervorgehen. Das schmale C. internum entspringt von der Hinterfläche des Caput tibiae und vereinigt sich bald mit dem C. fib. superius. Alle drei Köpfe werden bei *Crocodylus porosus* allein vom N. tibialis medialis innerviert. Bei *Testudo* ist der M. flex. long. digit. nur zweiköpfig. Die gemeinsame Sehne spaltet sich in die Beugeschnen für die 1. bis 4. Zehe, welche an den Basen der ersten Phalangen inserieren. Das C. femorale entspringt bei *Trionyx* von der Crista fib. fem., sowie auch von der Gelenkkapsel. Seine dünne Sehne verschmilzt mit der des C. fibulare. Das C. fibulare entspringt von der ganzen lateralen Fläche der Fibula und zieht zum Tarsus, wo es das C. tarsale aufnimmt. Die Sehne liefert dann die Beugeschnen für die 1. bis 4. Zehe. Das C. tarsale kommt von der plantaren Fläche des Fibulare und Basale IV (Cuboideum), sowie vom Tarsale V und vereinigt sich bald mit dem C. fibulare. Die breite Sehne des C. femorale läßt sich bei *Chelonia* selbständig bis zum Intertarsalgelenk verfolgen. Das C. fibulare bildet die Hauptmasse. Das C. tarsale entspringt vom plantaren Fibulare, Cuboid und Basale III. Die gemeinsame Sehne ist sehr breit und teilt sich in 5 Zipfel, welche die Beugeschnen bilden. Bei *Testudo* werden die beiden Teile des M. flex. long. digit. vom N. tibialis medialis allein innerviert. Bei *Trionyx* und *Chelonia* wird das C. femorale und C. fibulare durch den N. tibialis medialis, das C. plantare durch den N. tibialis lateralis versorgt.

Die Funktion des M. flex. long. digit. ist bei den *Lacertilia* und den *Chelonia* eine Plantarflexion aller Zehen und eine Beugung im Intertarsalgelenk. Bei *Chamaeleo* wird durch den Ursprung zweier Köpfe vom Condylus fib. fem. auch eine Adduction des Unterschenkels an das Femur bewirkt. Eine Flexion der Zehen bewirkt hier ein Schließen des Greiffußes. Bei *Crocodylus* beugt der Muskel nur die 1. bis 3. Zehe.

#### 19. M. tibialis posticus

Synonyme: M. Fürbringer: Tibio metatarsalis ventralis, b. S.; A. Günther: M. tibialis posticus, b. Sph.; C. Hoffmann: Fibularis tarsum metatarsum, b. Ch.; St. G. Mivart: Tibialis posticus, b. S.; G. Osawa: M. tibialis posticus s. fibulo tarsalis plantaris, b. Sph.; A. Perrin: Rotateur direct

du pied, b. Sph.; C. Rabl: Tibialis posterior, Nr. 21, b. S.: L. Ribbing: M. tibialis posterior; F. Sieglbauer: M. fibulo tarsalis, b. Ch.

Der Muskel bildet mit dem folgenden M. interosseus cruris die tiefste Lage der Beugeseite des Unterschenkels. Sie bilden die Füllung des Spatium interosseum zwischen Tibia und Fibula. Der M. tibialis post. inseriert mit breiter Sehne, welche stets unter der des M. flex. long. digit. verläuft, in der Gegend des Intertarsalgelenkes. Der breite flache Muskel entspringt bei *Sphenodon* von der ganzen Beugeseite der Fibula und inseriert mit breiter Sehne am Tarsale proximale und an der Basis der Metatarsen I—III. Er wird von einem Ast des N. tibialis medialis innerviert, ebenso bei allen übrigen Formen. Auch bei den *Sauria* ist der Muskel breit und flach (Abb. 6). Er entspringt von der ganzen Fibula, bei *Lacerta* und *Gecko* auch noch von der distalen Tibia. Bei *Chamaeleo* erfolgt der Ursprung nur von der distalen Hälfte der Fibula. Der M. tibialis posticus verbreitert sich hier sehr rasch, so daß seine Sehne das Intertarsalgelenk in seiner ganzen Breite bedeckt. Die Insertion erfolgt meist tibial an einem Band, welches die proximalen Metatarsalia verbindet. Bei *Lacerta* inseriert die Sehne an der plantaren Fläche des Tarsale proximale, bei *Gecko* am Metatarsus I, mit dünnen Sehnen auch an den Metatarsen II und III. Bei *Uromastix* enthält die Sehne ein Sesambein. Bei den *Crocodylia* entspringt der Muskel von den ganzen, einander zugekehrten Flächen der Tibia und Fibula. Die Sehne zieht in einem Sulcus des Synfibulare auf die Planta und inseriert mit gespaltenen Teilen an der Basis der Metatarsen I und II. H. Gadow (1882) beschreibt bei *Alligator* eine Portion, die auch bei *Crocodylus porosus* zu finden war und auch noch zum M. tibialis posticus gehört. Sie entspringt vom distalen Drittel der Fibula, schwillt an und inseriert an der der Fibula zugekehrten Fläche des Synfibulare. Bei *Testudo* ist der Muskel wenig selbständig. Er verwächst mit dem C. fibulare des M. flex. long. digit. und inseriert am Metatarsus I. Auch bei *Trionyx* ist er nicht vollkommen vom C. fibulare des M. flex. long. digit. und auch vom M. interosseus cruris zu trennen. Außer dem Ansatz am Metatarsus I zieht von der Endsehne noch ein Ligament quer über die Basalia, diese fest verbindend und dem M. adduct. digit. comm. als Ansatz dienend. Bei *Chelonia* entspringt der Muskel von der ganzen tibialen Innenseite der Fibula und zieht schräg tibial. Die breite Sehne gleitet über die plantare Fläche des Tarsale proximale und inseriert wie bei *Trionyx*.

Die Funktion des *M. tibialis posticus* ist eine Plantarflexion des Fußes im Intertarsalgelenk und zugleich eine Drehung des Fußes nach innen. Letzteres ist besonders bei *Chamaeleo* und *Crocodylus*

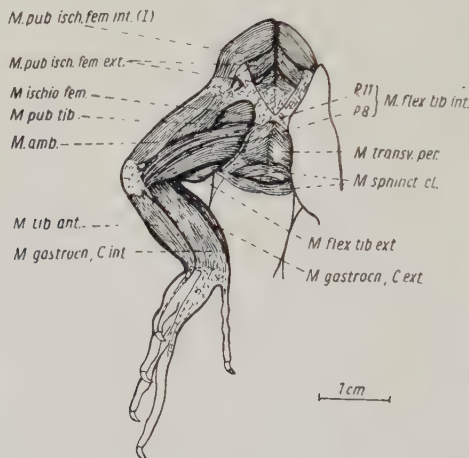


Abb. 8. *Lacerta viridis* var. *maior*, Ventralansicht der rechten Seite nach Abtragung der Haut und der am Becken inserierenden Bauchmuskeln

*porosus* deutlich. Bei den *Chelonia* bewirkt er auch eine Plantarflexion der 1. Zehe.

## 20. *M. interosseus cruris*

Synonyme: *M. Fürbringer*: Fibulo tibialis superior s. Popliteus und Fibulo tibialis inferior, b. S.; *St. G. Mivart*: Popliteus und Peroneo tibial, b. S.; *G. Osawa*: wie bei Fürbringer, b. Sph.; *A. Perrin*: Interosseux de la jambe, b. Sph.; *C. Rabl*: Popliteus, Nr. 24 und Pronator profundus, b. S.; *L. Ribbing*: Interosseus; *F. Sieglbauer*: *M. interosseus cruris* und *M. fibulo tibialis*, b. Ch.

Der kleine Muskel besteht bei *Sphenodon* und den *Sauria* aus zwei Portionen. Sie füllen zusammen mit dem *M. tibialis posticus* die eine proximal, die andere distal — das Spatium interosseum aus. Bei Krokodilen und Schildkröten ist meist nur eine Portion vorhanden. Die kleine Portio superior entspringt bei *Sphenodon* vom Capitulum fibulae und von der Membrana interossea, einer Sehnenplatte, welche zwischen den proximalen Teilen der Unterschenkelknochen ausgespannt ist. Der Muskel strahlt schräg tibial aus und inseriert an der Beugeseite der proximalen Tibia. Die fast rechteckige Portio inferior ist zwischen den distalen Vorderkanten



von Fibula und Tibia mit quерem Faserverlauf ausgespannt. Sie wird dorsal vom Lig. interosseum obliquum, welches von der Mitte der Tibia schräg zum distalen Ende der Fibula zieht, bedeckt. Beide Teile werden bei allen Formen vom N. tibialis medialis innerviert. Bei allen untersuchten *Sauria* konnten beide Portionen nachgewiesen werden. Die Portio superior ist ein dreieckiger Muskel im proximalen Viertel zwischen den Unterschenkelknochen. Sie entspringt mit der schmalen Spitze von der tibialen Seite des Capitulum fibulae, strahlt dann nach tibial in die Breite, um an der Beugeseite der proximalen Tibia zu inserieren (Abb. 6). Die Portio inferior ist meist noch kleiner und entspringt von der tibialen Fläche der distalen Fibula und zieht schräg zur Vorderseite der distalen Tibia, wo sie unter dem Lig. tibio-fibulare inseriert. Bei *Tupinambis* und *Lacerta* ist die P. inferior größer als die P. superior. Bei *Crocodilus porosus* findet sich nur zwischen den distalen Unterschenkelknochen ein M. interosseus, der mit transversalen Fasern verläuft und ebenfalls dorsal vom Lig. tib. fib. bedeckt ist. Bei *Testudo* entspringt ein großer M. interosseus von der ganzen tibialen Fläche der Fibula. Er zieht schräg tibialwärts und inseriert an der fibularen Seite der Tibia. Bei *Trionyx* und *Chelonia* lassen sich zwei Portionen unterscheiden, die durch den Ast des N. tibialis medialis getrennt werden. Die distale ist bei *Chelonia* mit dem M. tibialis posticus verwachsen.

Der Muskel nähert die beiden Unterschenkelknochen einander, mag aber auch durch eine Drehung von Fibula und Tibia gegeneinander eine Pronation des Fußes bewirken.

## f) Muskeln der Streckseite des Unterschenkels

### 21. M. extensor longus digitorum

Synonyme: M. Fürbringer: Epicondylo metatarsalis dorsalis medius, b. S.; A. Günther: Extensor digitorum communis longus, b. Sph.; C. Hoffmann: Femoro digiti I—V, b. Ch.; St.G. Mivart: Extensor longus digitorum, b. S.; G. Osawa: M. extensor digitorum communis longus, b. Sph.; A. Perrin: Extenseur commun des doigts, b. Sph.; C. Rabl: Extensor longus digitorum, Nr. 23, b. S.; L. Ribbing: wie Rabl; M. Sanders: Extensor longus digitorum, b. S.; F. Sieglbauer: Extensor digitorum longus, b. Ch.

Der kräftige Muskel liegt oberflächlich an der medialen Streckseite des Unterschenkels, zwischen dem M. peroneus anterior und dem M. tibialis anticus. Er entspringt mit einer langen Sehne vom

Condylus fib. fem. und inseriert meist mit zwei Sehnenzipfeln an den Metatarsen. Der M. extens. long. digit. wird bei allen Formen (außer bei *Tupinambis*, wo er vom N. tibialis medialis versorgt wird) durch den N. peroneus innerviert. Bei *Sphenodon* spaltet sich der Muskel schon in der Mitte des Unterschenkels in zwei Teile, die an der Basis der Metatarsen II und III inserieren. Ganz proximal zweigt ein kleines Bündel zum M. peroneus ab. Ursprung und Insertion des langgestreckten Muskels verhalten sich bei den *Lacertilia* meist wie bei *Sphenodon* (Abb. 2, 4). Bei *Trachysaurus* entspringt er von der Streckseite der proximalen Tibia, bei *Chamaeleo* entspringt die schmale Sehne gemeinsam mit der des M. peroneus anterior (Abb. 11). Es nehmen bei ihm auch Fasern von der Mitte der Streckseite der Tibia ihren Ursprung, ebenfalls in Verbindung mit dem M. peroneus anterior. Die Insertion erfolgt einheitlich an der Basis des Metatarsus III. Die Spaltung des distalen Teiles kann bei den *Lacertilia* schon früh (*Gecko*, *Heloderma*) oder erst am Fußrücken (bei den übrigen) erfolgen. Auch können beide Sehnen ungleich stark sein. Meist ist die fibulare stärker (*Tupinambis*, *Agamidae*, *Iguana*, *Gecko*). Bei *Crocodilus porosus* teilt sich der Muskel schon weit proximal in zwei Portionen und verschmilzt distal mit seinem tibialen Rand mit dem M. tibialis anticus (Abb. 13). Er zieht dann unter dem Lig. tib. fib. inferius auf den Fußrücken, um dort in vier Sehnenzipfeln zu inserieren; und zwar jeweils an der fibularen Seite der Basen der I. bis III. Metatarsen, während der 4. Zipfel tibial vom 3. in einen dorsalen Zehenmuskel übergeht. Bei *Testudo* hat der mächtige Muskel die Gestalt eines Dreiecks (Abb. 15). Er inseriert an den tibialen Seiten der I. Phalangen der 1. bis 4. Zehe. Bei *Trionyx* entspringt der M. extens. long. digit. zusammen mit dem den *Trionychidae* eigenen M. extensor hallucis vom Condylus fib. fem. (Abb. 17). Er spaltet sich distal in drei große und zwei sehr kleine Zipfel. Die drei mittleren, großen inserieren, von fibular nach tibial an Größe und Ausdehnung der Insertionsstellen abnehmend, jeweils an den fibularen Seiten der Basen der Metatarsen II–IV, die zwei kleinen an den Metatarsen I und V. Der nur den *Trionychidae* zukommende M. extensor hallucis liegt der Streckseite der Tibia auf. Er hüllt die 1. Zehe ein und inseriert an beiden Seiten der Endphalanx der 1. Zehe. Bei *Chelonia* ist der dünne Muskel nur sehr schwach ausgebildet (Abb. 18). Er geht bald in eine fascienartige Sehne über, die mit etwas verstärkten Sehnenzügen am I. Metatarsus und an den fibu-

laren Seiten der II. und III. Metatarsen inseriert. Die Funktion des *M. extens. long. digit.* ist bei *Sphenodon* und den *Sauria* eine Dorsalflexion des Mittelfußes im Intertarsalgelenk. Er hebt auch, mit Ausnahme von *Trachysaurus*, den ganzen Unterschenkel. Bei *Testudo* bewirkt er vor allem eine Hebung des Unterschenkels.

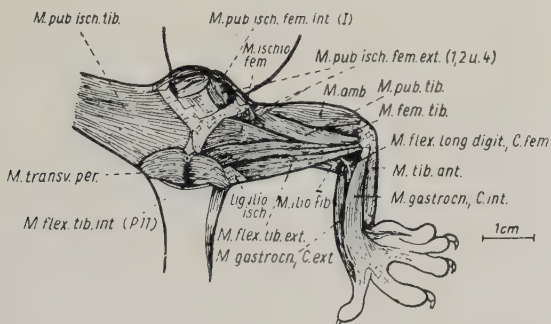


Abb. 9. *Gecko verticillatus*, Ventralansicht der linken Seite nach Abtragung der Min. pub.-isch.-tib. und flex. tib. int. (Portion 8 und 9)

## 22. *M. tibialis anticus*

Synonyme: *M. Fürbringer*: Tibio metatarsalis longus, b. S.; *A. Günther*: Tibialis anticus, b. Sph.; *C. Hoffmann*: Tibiali tarsum metatarsum I, b. Ch.; *St. G. Mivart*: Tibialis anticus, b. S.; *G. Osawa*: wie Mivart, b. Sph.; *A. Perrin*: Extenseur du premier metatarsien, b. Sph.; *C. Rabl*: Tibialis anterior, Nr. 22, b. S.; *L. Ribbing*: Extensor tarsi tibialis; *M. Sanders*: Tibialis anticus, b. S.; *F. Sieglbauer*: *M. tibialis anterior*, b. Ch.

Der schlanke Muskel liegt auf der Streckseite des Unterschenkels und bedeckt die laterale Streckseite der Tibia. Er variiert wenig (Abb. 2, 8). Er wird bei allen Formen vom N. peroneus innerviert, nur bei *Tupinambis* und *Heloderma* ist auch ein Ast des N. tibialis medialis beteiligt. Bei *Sphenodon* entspringt der Muskel im Anschluß an das proximale muskelfreie Feld der Tibia von deren ganzer lateralen Fläche. Er inseriert an der plantaren und lateralen Seite des Metatarsus I. Bei den *Sauria* verhält sich der Ursprung ebenso. Nur bei den *Agamidae*, *Iguana*, *Gecko* und *Chamaeleo* dehnt er sich proximal auch auf die Beugeseite aus, wo er von der tibialen Seite der Fibula erfolgt. Der allgemein angedeutete zweiköpfige Ursprung ist bei *Physignathus* und *Amphibolurus* stark ausgeprägt. Bei *Chamaeleo* ist der Ursprung weiter als sonst nach distal gerückt.

Die Insertion des Muskels, der die Tibia mehr oder weniger umhüllt, erfolgt lateral am Metatarsus I. Bei *Chamaeleo* und *Lacerta* ist die feine Insertionssehne noch bis zum Caput phal. 1 digit. I zu verfolgen (Abb. 8, 10). Bei *Crocodilus porosus* ist der Muskel weit auf die Streckseite gerückt, wodurch die laterale Tibia ohne Muskelbelag ist (Abb. 12). Er entspringt von der Streckseite des Caput und Collum tibiae und vereinigt sich im distalen Unterschenkel mit dem M. extens. long. digit. Bei den Schildkröten ist der Muskel schwach (Abb. 16). Er entspringt hier von der lateralen Tibia und inseriert bei *Testudo* am lateralen Metatarsus I, bei *Chelonia* und *Trionyx* plantar an dessen Basis.

Die Funktion dieses schlanken Muskels ist eine mehrfache. Er hebt zunächst den medialen Fußrand. Weiter ist er ein Abductor der I. Zehe und besonders dort, wo sich ein Ursprung auf die Beugeseite ausdehnt, bewirkt er eine Supination des Fußes im Intertarsalgelenk, vornehmlich auch bei den Schildkröten.

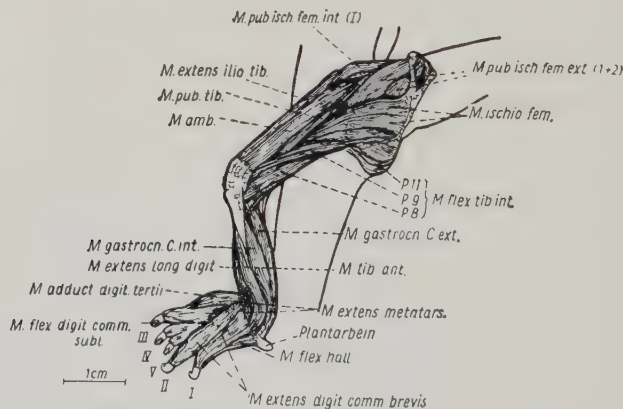


Abb. 10. *Chamaeleo vulgaris*, rechte Seite, ventrolateral nach Abtragung des M. pubisch.-tib.

### 23. M. peroneus anterior

Synonyme: M. Fürbringer: Fibulo metatarsalis dorsalis, b. S.; A. Günther: Peroneus longus, b. Sph.; C. Hoffmann: Fibulari metatarsum IV und V, b. Ch.; St. G. Mivart: Peroneus secundus, b. S.; G. Osawa: M. peroneus, b. Sph.; A. Perrin: Extenseur du cinquième tarsalien, b. Sph.; C. Rabl: Peroneus brevis, Nr. 26, b. S.; L. Ribbing: Extensor tarsi fibularis (partim); M. Sanders: Peroneus secundus, b. S.; F. Sieglbauer: M. peroneus, b. Ch.



24. *M. peroneus posterior*

Synonyme: St. G. Mivart: *Peroneus primus*, b. S.; C. Rabl: *Peroneus longus*, Nr. 25, b. S.; L. Ribbing: *Extensor tarsi fibularis (partim)*, b. S.; M. Sanders: *Peroneus primus*, b. S.

Diese beiden vorgenannten Muskeln werden gemeinsam behandelt, da ihre Trennung manchmal nicht vollkommen ist und auch ursprünglich nur ein *M. peroneus* vorhanden war. Nach der Innervation zu schließen, ist es der *M. peroneus posterior*, der zu dem ursprünglichen *M. peroneus (anterior)* hinzutritt. Der *M. peroneus anterior* schließt auf der fibularen Streckseite des Unterschenkels unmittelbar an den *M. extens. long. digit. an* und ist meist zum Teil vom *M. peroneus posterior* bedeckt (Abb. 4). *Sphenodon* besitzt nur einen *M. peroneus*. Er entspringt von der Fibula und inseriert an der Basis des Metatarsus V und mit einem dünnen Sehnenstreifen an der des Metatarsus IV. Er wird durch den *N. peroneus* innerviert. Bei den *Sauria* zeigt der Muskel ein wechselndes Verhalten. Bei *Gecko*, *Heloderma* und *Trachysaurus* findet sich nur ein *M. peroneus*. Bei *Varanus* und *Tupinambis* (Abb. 4) entspringt der *M. peroneus anterior* von der ganzen Streckseite der Fibula und inseriert am Metatarsus V. Der *M. peroneus posterior* ist ein breiter kräftiger Muskel, der vom Condylus fib. fem. entspringt; er verschmälert sich distal stark. Seine Sehne nimmt Anteil an der Bildung des Lig. laciniatum und inseriert dann am proximalen Metatarsus V. Bei *Uromastix* und *Physignathus* geht von der Insertionssehne des *M. peroneus ant.* ein schmaler Streifen in die Strecksehne der 5. Zehe über, ein breiterer Teil inseriert an der Basis des IV. und V. Metatarsus. Der *M. peroneus post.* ist spindelförmig. Der schwache *M. peroneus post.* ist bei *Physignathus* vollständig auf die Beugeseite, hinter die Fibula gerückt. Er entspringt von der lateralen Fläche der proximalsten Fibula. Bei *Amphibolurus* ist diese Wanderung auf die Beugeseite nicht so ausgeprägt, aber der *M. peroneus ant.* ist auch hier nicht vom *M. peroneus posterior* bedeckt. Bei *Iguana* ist der *M. peroneus ant.* der kräftigste Streckmuskel des Unterschenkels. Bei *Lacerta* sind beide Muskel miteinander verwachsen. Bei *Trachysaurus* entspringt der einheitliche *M. peroneus* mit langer Sehne vom lateralen Condylus fib. fem. und inseriert am Proc. hamatus des V. Metatarsus, teils als kräftiges Lig. laciniatum am proximalen Metatarsus I. Bei *Chamaeleo* (Abb. 11) entspringt der *M. peroneus anterior* auch vom Condyl. fib. fem., mit dem weitaus breiteren

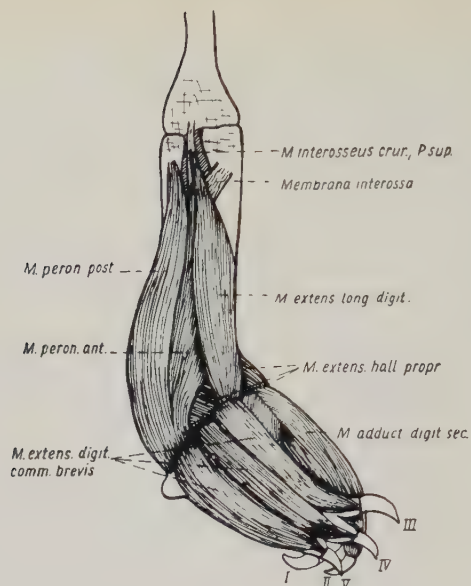


Abb. 11. *Chamaeleo vulgaris*, Streckseite des rechten Unterschenkels und Fußes nach Abtragung der Haut

Teil aber unter und in Verbindung mit dem *M. extens. long. digit.*, vom mittleren Drittel der Tibia. Er verschmilzt mit dem *M. peroneus post.*, inseriert aber getrennt dorsal am IV. Metatarsus. Der *M. peroneus posterior* entspringt von der Streckseite der Fibula, liegt ihr auf und verwächst dann mit dem *M. peroneus ant.* Seine Insertion erfolgt an einem Band, welches vom V. Metatarsus zum Plantarbein zieht. Bei den *Sauria* wird der *M. peroneus anterior* — oder wo nur ein *M. peroneus* vorhanden ist — dieser vom *N. peroneus* innerviert. Tritt ein *M. peroneus posterior* auf, so wird er von einem Ast des *N. tibialis lateralis* versorgt. Der *M. peroneus ant.* entspringt bei *Crocodilus porosus* von der lateralen Fläche der Fibula (Abb. 13). Er zieht über das *Lig. tib. fib. inferius* und steuert zur *Tendo Achillis* bei. Die Insertion erfolgt am lateralen Rand des 5. Zehenrudimentes. Der schmale *M. peroneus post.* entspringt in der Fortsetzung der schräg über das Kniegelenk verlaufenden Sehne des *M. ambiens*; er inseriert an der plantaren Fläche des *Synfibulare*. Bei *Crocodilus porosus* wird der *M. peroneus ant.* vom *N. peroneus*, der *M. peroneus post.* vom *N. tibialis medialis* versorgt. Die untersuchten Schildkröten besitzen nur einen *M. pero-*

neus. Bei *Testudo* (Abb. 14, 15) entspringt er von der distalen Hälfte der Fibula und inseriert sehnig an der fibularen Seite des IV. Metatarsus. Bei *Trionyx* (Abb. 17) erfolgt der ausgedehnte Ursprung teils vom Tuberositas tibiae, während der Hauptteil von der Streckseite der Fibula entspringt. Die Insertionssehne ist gespalten: Der fibulare Teil verläuft über die Streckseite der 5. Zehe und inseriert teils an der 5. Grundphalanx, teils verbindet er sich mit der Sehne des C. externum gastrocnemii. Der tibiale Teil der Sehne zieht zum Metatarsus IV. Unter dieser Endsehne liegt ein kurzer, breiter Muskel, der von der lateralen Kante der distalen Fibula entspringt und an der ganzen dorsalen Fläche des Os metatarsale V ansetzt. Sieglbauer (1909) vermutet in diesem Muskel eine Anlage des M. peroneus posterior (l. c. pag. 265). Bei *Chelonia* (Abb. 18) entspringt der schwache Muskel ebenfalls von der Streckseite der Fibula. Seine aponeurotische Sehne bildet mit der des M. extens. long. digit. die Fascie des Fußrückens. Sie entsendet zur 4. und 5. Zehe Strecksehnen. Bei den Schildkröten wird der M. peroneus durch den N. peroneus innerviert. Über die Funktion der Mm. peronei im vergleichenden Teil.

## 25. M. extensor hallucis proprius

Synonyme: M. Fürbringer: Tibio metatarsalis dorsalis brevis, b. S.; St. G. Mivart: Extensor brevis digitorum (first part), b. S.; G. Osawa: M. abductor et extensor hallucis proprius longus lateralis, b. Sph.; A. Perrin: Extenseur superficiel du premier doigt, b. Sph.; C. Rabl: Abductor et extensor hallucis, Nr. 33, b. S.; M. Sanders: Extensor ossis metatarsi hallucis, b. S.; F. Sieglbauer: M. abductor hallucis (Nr. 25) und M. extensor hallucis proprius (Nr. 26), b. Ch.

Der kleine Muskel ist stets von den distalen Teilen der Muskeln an der Streckseite des Unterschenkels bedeckt. Er zieht schräg über die dorsale Fläche des Tarsale proximale von der fibularen zur tibialen Seite und bildet die dorsale Muskelbedeckung der 1. Zehe. Er wird fast immer vom N. peroneus innerviert; nur bei *Lacerta* und *Gecko* ist es der N. tibialis medialis. Der M. extens. hall. propr. entspringt bei *Sphenodon* von der Verbreiterung der distalen Fibula und inseriert dorsal und medial am I. Metatarsus. Zu diesem Muskel sind hier noch zwei weitere zu rechnen. Einer entspringt dorsal vom tibialen Tarsale proximale und inseriert fibular an der Grundphalanx der 1. Zehe. Er wird von G. Osawa

(1898) M. abductor hall. proprius brevis genannt. Der zweite Muskel entspringt von der Basis des Metatarsus I und inseriert dorsal an der Grundphalanx der 1. Zehe (nach G. Osawa [1898] M. extensor hall. propr. brevis). Bei den *Sauria* entspringt der Muskel vom distalen Ende der Fibula, vom Lig. tibio-fibulare und vom Tarsale proximale und zieht unter der Endsehne des M. extens. long. digit. schräg über das Intertarsalgelenk. Über dem Metatarsus I teilt er sich bei *Tupinambis*, den *Agamidae* und *Iguana* in zwei Bäuche. Einer geht in die Strecksehne der 1. Zehe, der kürzere mediale Bauch zum größten Teil in den fibularen Bauch der Portion des M. extens. digit. comm. brevis für die 2. Zehe über. Bei *Tupinambis* inseriert der mediale Bauch einheitlich am Metatarsale III. Bei den übrigen *Lacertilia* bleibt der M. extens. hall. propr. einheitlich und setzt an der lateralen Seite des I. Metatarsus an (*Varanus*, *Heloderma*, *Trachysaurus*) oder geht, wie bei *Lacerta* und *Gecko*, gemeinsam mit dem Strecker der 1. Zehe in die Strecksehne über. Mit Ausnahme von *Varanus*, *Heloderma* und *Trachysaurus* tritt der kurze Strecker der 1. Zehe (dem M. extens. hall. propr. brevis Osawas bei *Sphenodon* entsprechend) mit dem M. extens. hall. propr. in Verbindung und wird daher mit diesem behandelt. Er entspringt dorsal vom Metatarsus I und bildet zusammen mit den Sehnenteilen des M. extens. hall. propr. die Strecksehne der 1. Zehe, welche an der distalen Endphalanx inseriert. Abweichend ist der kräftige, mehrteilige M. extens. hall. propr. bei *Chamaeleo* gestaltet (Abb. 11). Der am weitesten tibial gelegene Teil ist der breiteste und längste. Er entspringt von der distalen Fibula, zieht schräg tibial und inseriert dorsal am Metatarsus II. Der nach medial anschließende Teil entspringt neben dem ersten und inseriert auch so am distalen Metatarsus II. Der 3. Teil entspringt mit einem größeren Abstand zum 2. von der distalsten Fibula und inseriert am Metatarsus IV. Der 4. kürzeste Teil entspringt neben dem 3. und inseriert dorsal am Fortsatz des Os plantare. Bei *Crocodilus porosus* entspringt der M. extens. hall. propr. von der distalen Fibula und inseriert dorsal am proximalen Metatarsus I. Bei *Testudo* inseriert der Muskel an der Basis der 1. Phalanx digiti I. Bei *Trionyx* ist er dreiteilig, bei *Chelonia* sind zwei Teile zu erkennen. Der proximale Teil (Sieglbauers [1909] M. abductor hallucis) entspringt von der distalen Fibuladiaphyse und zieht zum tibialen Rand des I. Metatarsus. Der distale Teil (Sieglbauers M. extensor hall. propr.) entspringt vom Fibulaende, mit



Fasern auch vom Metatarsus I und bildet die Strecksehne der 1. Zehe.

Die Funktion des M. extens. hall. propr. ist eine Streckung der 1. Zehe. Er abduciert diese auch etwas. Außerdem bewirkt er eine Supination des Fußes, besonders bei *Chamaeleo*.

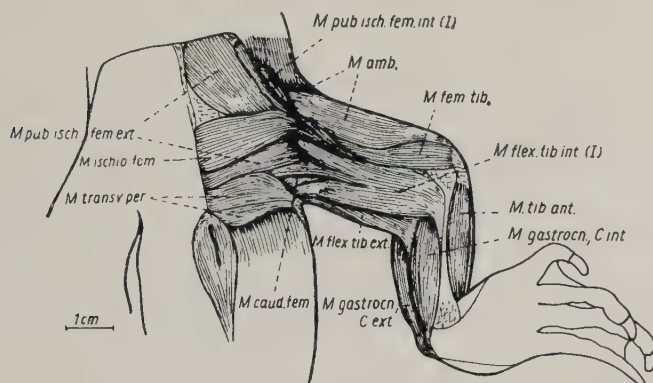


Abb. 12. *Crocodilus porosus*, Ventralansicht der linken Seite nach Abtragung der Haut und der am Becken inserierenden Bauchmuskeln

### g) Muskeln des Fußes (plantar)

Auf die Darstellung der Fußmuskeln von *Crocodilus porosus* und der *Chelonia* wurde verzichtet, da eine Vergleichung kaum zu einem befriedigenden Ergebnis führen würde.

#### 26. M. flexor digitorum communis sublimis

Synonyme: M. Fürbringer: Flexor perforatus (partim), b. S.; H. Gadow: I. plantare Schicht, Nr. VI, b. S.; C. Hoffmann: Tarso digiti I—V, b. Ch.; St. G. Mivart: Plantaris, b. *Chamaeleo*; A. Perrin: Fléchisseur superficiel de la phalangine, b. Sph.; C. Rabl: Flexor plantaris, Nr. 27, b. *Iguana*; L. Ribbing: Flexores breves superficiales; M. Sanders: Flexor accessorius digitorum, b. S.

Der Muskel bildet, meist in drei Portionen gespalten, den kurzen Beuger für die 1. bis 3. Zehe. Er liegt als 1. plantare Schicht unmittelbar unter der Plantaraponeurose des M. gastrocnemius und kann auch als Fortsetzung dieses Muskels angesehen werden; denn er ist von diesem nur durch einen schmalen, einer Inscriptio tendinea ähnlichen Streifen seiner Sehne getrennt. Auch entspringt der M. flex. digit. comm. sublimis somit in der Hauptsache von der

Unterseite der Sehne des *C. externum gastrocnemii*. Der Muskel wird durch Äste aus der unter dem *M. adductor digit. comm.* liegenden Anastomose des *N. tibialis lateralis* und des *N. tibialis medialis* innerviert. Bei *Sphenodon* spaltet er sich in 4 Portionen, welche an beiden Seiten der zweitproximalen Phalangen der 1. bis 4. Zehe inserieren. Die Sehnen dieser Portionen bilden mit den Sehnen des *M. flex. long. digit.* (Longussehnen) über der Grundphalanx ein Chiasma tendinum. Bei den *Sauria* besteht der *M. flex. digit. comm. subl.*, mit Ausnahme von *Trachysaurus*, bei dem er eine fast einheitliche Muskelplatte bildet, aus drei Portionen, die für die 1. bis 3. Zehe bestimmt sind. Neben der Sehne des *C. externum* kommt noch für die Portion II und III der Tuberositas metatarsi V als Ursprungsort in Frage (Abb. 6). Die Portion 1 (für die 1. Zehe) ist einheitlich und liegt dem Metatarsus I plantar auf. Sie inseriert mit je einem fibularen und tibialen Sehnenstreifen, zwischen denen die Beugesehne des *M. flex. long. digit.* hindurchläuft, an der Basis der Grundphalanx. Die 2. Portion läßt mehr oder weniger eine Spaltung erkennen. Sie entspringt meist zusammen mit der Portion 3. Bei *Iguana* und *Lacerta* erfolgt der Ursprung nur von der Sehne des *C. externum gastrocnemii*. Die Insertion ist sehr wechselnd. Bei *Varanus* und *Uromastix* an der 2. Phalanx, bei *Tupinambis* an der Grundphalanx der 2. Zehe. Bei *Lacerta* ist die 2. Portion die breiteste und nicht gespalten. Bei *Gecko* erfolgt die Insertion der ebenfalls einheitlichen Portion 2 an der fibularen Seite des Metatarsophalangalgelenkes der 2. Zehe, bei *Trachysaurus* mit zwei Sehnen unter der Longussehne an der Basis der Grundphalanx. Die 3. Portion entspringt in der Hauptsache vom Tuberositas metatarsi V. Auch sie kann distal in zwei Zipfel gespalten sein und inseriert meist mit je einem tibialen und fibularen Sehnenstreifen, durch die die Longussehne hindurchtritt, am distalen Ende der Grundphalanx der 3. Zehe, bei *Iguana* teils an der Grund-, teils an der 2. Phalanx. Bei *Physignathus* besteht der *M. flex. digit. comm. subl.* aus einer dreiteiligen, sehr dünnen Faserplatte, die fest mit der Plantaraponeurose verbunden ist. Abweichend ist der Muskel auch bei *Chamaeleo*, wo er von der plantaren Fläche des V. Metatarsus entspringt und als einheitliche Muskelplatte über die Longussehnen zur 3. bis 5. Zehe zieht. Er inseriert mit zarten Sehnen an deren Endphalangen.

Die Funktion des *M. flex. digit. comm. subl.* besteht in einer Beugung der 1. bis 3. Zehe, bei *Chamaeleo* beugt er die 3. bis 5. Zehe.

27. *M. adductor digiti V*

Synonyme: *M. Fürbringer*: Tarso digitalis ventralis fibularis, b. S.; St. G. Mivart: Flexor brevis minimi digiti, b. S.; A. Perrin: Adducteur du cinquième doigt, b. Sph.; C. Rabl: Adductor digiti V proprius, Nr. 29, b. *Iguana*.

Der *M. adductor digiti V* ist ein winziger Muskel an der tibialen Innenseite der 5. Zehe (Abb. 6). Er wird bei *Sphenodon* und den *Sauria* vom N. tibialis lateralis innerviert. Bei *Sphenodon* entspringt er von der Basis des V. Metatarsus und zieht zur tibialen Seite des Metatarsophalangalgelenkes der 5. Zehe. Bei den *Sauria* entspringt er vom Tuberositas metatarsi V. Die 5. Beugesehne liegt dem Muskel meist auf, bei *Varanus* bedeckt er diese Sehne. Er inseriert an der tibialen Seite der Basis der Grundphalanx der 5. Zehe, bei *Gecko* am Caput der Grundphalanx. Bei *Chamaeleo* entspricht ihm der *M. flexor brevis minimi digiti* (Mivart 1870), der vom Plantarbein entspringt und an der Grundphalanx der 5. Zehe inseriert.

Der *M. adductor digiti V* adduciert die 5. Zehe.

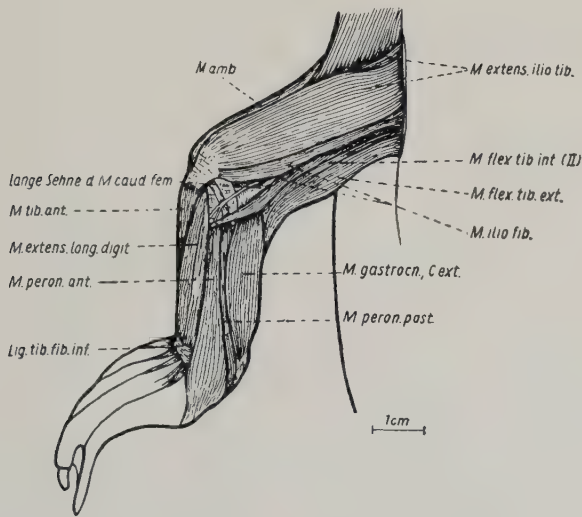


Abb. 13. *Crocodilus porosus*, Dorsalansicht der linken Hinterextremität nach Abtragung der Haut

28. *M. flexor digiti V*

Synonyme: St. G. Mivart: Abductor ossis metatarsi V, b. S.; A. Perrin: Fléchisseur de la cinquième phalange, b. Sph.; C. Rabl: Abductor digiti V, Nr. 31, bei *Iguana*.

Der kleine Muskel liegt dem M. adductor digiti V gegenüber, bei *Iguana* weiter proximal und wird ebenfalls vom N. tibialis lateralis versorgt. Er entspringt bei *Sphenodon* von der fibularen Basis des V. Metatarsus und zieht zur plantaren Seite des Metatarsophalangalgelenkes der 5. Zehe. Bei den *Lacertilia* entspringt er vom fibularen Tarsale proximale, verläuft über den Proc. hamatus des V. Metatarsus und inseriert wie bei *Sphenodon* (Abb. 6). Bei *Chamaeleo* fehlt ein entsprechender Muskel. Er beugt die 5. Zehe.

#### 29. Mm. lumbricales

Synonyme: M. Fürbringer: Mm. tendini digitales, b. S.; H. Gadow: Zweite plantare Schicht (Nr. VII), b. S.; St. G. Mivart: Lumbricales, b. S.; A. Perrin: Fléchisseur de la troisième phalangine, Fléchisseur de la quatrième phalangine, b. Sph.; C. Rabl: Lumbricales, b. *Iguana*.

Es sind hier drei kleine Muskeln zusammengefaßt, welche von der Sehnenplatte des M. flex. long. digit. ihren Ursprung nehmen (Abb. 6, 7). Sie liegen proximal zwischen den Beugesehnen dieses Muskels für die 1. bis 4. Zehe und bilden mit den plantaren Köpfen des M. flex. long. digit. die zweite plantare Schicht der Fußmuskeln. Auch die Mm. lumbricales werden durch Ästchen aus der Anastomose der Nn. tibialis medialis et lateralis innerviert. Bei *Sphenodon* entspringen die drei Mm. lumbricales mit je einem plantaren und einem dorsalen Bauch vom distalen Ende der Sehnenplatte. Die dorsalen Bäuche inserieren zu beiden Seiten der Metatarsophalangalgelenke der 2. bis 4. Zehe, während die plantaren dünne Sehnen entsenden, die am distalen Ende der Grundphalangen inserieren. Bei den *Sauria* wechselt die Zahl der Mm. lumbricales. Bei *Phrynosaurus* sind es zwei, bei den meisten drei, bei *Heloderma* und *Chamaeleo* sind vier zu erkennen. Bei *Varanus* und *Iguana* bestehen alle drei Muskeln aus je einem dorsalen und einem plantaren Bauch, bei den übrigen, mit Ausnahme von *Heloderma* und *Chamaeleo*, besteht der tibialste, kleinste Muskel für die 2. Zehe nur aus einem dorsalen Bauch. Alle entspringen von der Longussehnenplatte. Bei *Varanus* inserieren die dorsalen Bäuche am Metatarsophalangalgelenk der 2. bis 4. Zehe, während die ventralen zwischen den Longussehnen auf die plantare Fußfläche treten und am Ende der 3. Phalanx der 3. und 4. Zehe inserieren. Der ventrale Bauch des tibialsten Muskels vereinigt sich gleich mit dem dorsalen. Bei *Iguana* umhüllen die plantaren Bäuche die Longussehnen, während ihre Sehnen in die des M. flex. long. digit. comm. subl. übergehen. Bei



*Tupinambis* inserieren die plantaren Bäuche an der proximalen 3. Phalanx der jeweiligen Zehe. Bei *Uromastix* und *Amphibolurus* vereinigt sich der plantare Bauch des Muskels für die 3. Zehe gleich mit seinem dorsalen Bauch und inseriert mit ihm, während der plantare für die 4. Zehe allein an der Basis der vorletzten Phalanx inseriert. Ebenso verhalten sich die Mm. lumbricales bei *Lacerta* und *Gecko*. Bei *Heloderma* tritt außer den drei Muskeln, die sich wie bei *Uromastix* verhalten, noch ein vierter, winziger auf, der vom tibialsten Rand der Longussehne entspringt und unter ihr am Metatarsophalangalgelenk der 1. Zehe inseriert. Abweichend verhalten sich die 4 Mm. lumbricales bei *Chamaeleo*. Der erste zieht von der tibialen Seite der Beugesehne für die 3. Zehe zur tibialen Seite der Grundphalanx der 3. Zehe, der zweite von deren fibularer Seite zur fibularen Seite derselben Grundphalanx. Der dritte zieht von der tibialen Seite der 4. Beugesehne zur tibialen Seite der Grundphalanx der 4. Zehe, der vierte Muskel von der tibialen Seite der 5. Beugesehne zur tibialen Seite der Grundphalanx der 5. Zehe. Die Mm. lumbricales wirken als zusätzliche plantare Beuger, aber auch im Sinne einer tibialen Randflexion der 2. bis 4. Zehe, wobei ihre Größe der Länge der entsprechenden Zehen proportional ist.

### 30. M. adductor digitorum communis

Synonyme: M. Fürbringer: Tarso digitalis ventralis medius, b. S.; H. Gadow: Dritte plantare Schicht (Nr. X), b. S.; St. G. Mivart: Interossei (partim), Adductor digiti secundi et tertii, b. S.; C. Rabl: Adductor digitorum communis, Nr. 28, b. *Iguana*; A. Perrin: Deducteur du premier et deuxième doigt, b. Sph.; L. Ribbing: Contrahentes digitorum; M. Sanders: Mm. adductores, b. S.

Der meist dreiteilige Muskel bildet zusammen mit den nächstfolgenden die dritte plantare Schicht der Fußmuskeln. Er liegt somit unter der Sehnenplatte des M. flex. long. digit. und wird bei *Sphenodon* und den *Lacertilia* aus der Anastomose der Nn. tibialis medialis et lateralis innerviert. Der Muskel entspringt bei *Sphenodon* einheitlich vom Tuberositas metatarsi V und spaltet sich in drei Zipfel, welche schräg tibial ziehen. Der tibiale und mittlere inserieren an der Grundphalanx der 1. Zehe, der fibulare Teil an der Grundphalanx der 2. Zehe. Bei den *Sauria* entspringt er vom Metatarsus V und zerfällt auch in drei Bäuche, welche schräg tibial ziehen und jeweils an der fibularen Seite der Basis der Grundphalanx der 1. bis 3. Zehe inserieren. Bei *Tupinambis* hat der Muskel

vier Portionen, wobei die für die 1. Zehe selbständig ist. Bei *Physignathus* ist der Muskel fast nur sehnig ausgebildet und besteht nur aus zwei Portionen, die am Metatarsophalangalgelenk der 4. Zehe inserieren. Bei *Heloderma* erfolgt die Insertion am Metatarsophalangalgelenk der 1. bis 3. Zehe, bei *Trachysaurus* an den Grundphalangen der 2. bis 4. Zehe, wobei die Portionen unvollkommen getrennt sind. Bei *Chamaeleo* entsprechen die Mm. adductor digiti secundi et tertii gar nicht dem M. adductor digitorum comm. der *Lacertilia* (Abb. 11). Sie entspringen beide von einem Ligament, welches den II. und III. Metatarsus verbindet und ziehen zur fibularen Seite der 2. Zehe und zur tibialen der 3. Zehe, wo sie inserieren. Sie werden bei *Chamaeleo* auch vom N. peroneus innerviert.

Der M. adductor digit. comm. bewirkt eine Bewegung der 1. bis 3. Zehe fibularwärts und nähert sie auch etwas einander. Er ist somit ein Antagonist zu den Mm. lumbricales. Die beiden Muskeln bei *Chamaeleo* nähern die 2. und 3. Zehe und damit den dorsalen Rand der Greifzange, zu der der Fuß umgestaltet ist, einander.

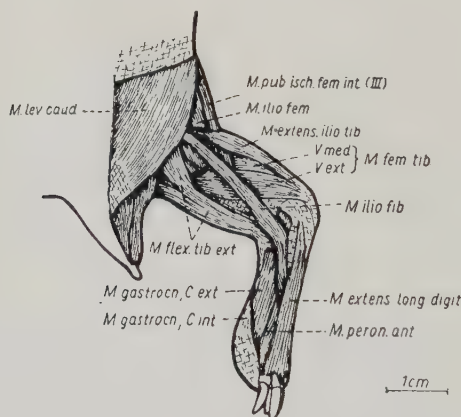


Abb. 14. *Testudo ibera*, Dorsalansicht der rechten Hinterextremität nach Abtragung der Haut und des Carapax

### 31. M. flexor hallucis

Synonyme: M. Fürbringer: Tarso hallucinalis ventralis, b. S.; St. G. Mivart: Abductor hallucis, b. S.; A. Perrin: Deducteur profond du premier doigt, b. Sph.; C. Rabl: Flexor hallucis, Nr. 30, b. *Iguana*.

Der kleine Muskel der dritten plantaren Schicht ist ausschließlich für die 1. Zehe bestimmt. Er wird bei *Sphenodon* und den *Sauria* vom N. tibialis medialis innerviert. Bei *Sphenodon* entspringt er vom tibialen Höcker des Tarsale proximale und von dem Band, welches die proximalen Metatarsen verbindet und liegt dem Metatarsus I plantar auf. Die Insertion erfolgt an der tibialen Seite der Grundphalanx der 1. Zehe. Bei den *Sauria* entspringt er von den Bändern des Intertarsalgelenkes und inseriert am distalen Ende des Metatarsus I. Bei *Chamaeleo* entspringt er vom herausragenden Plantarbein und von einem Ligament, welches von der distalen Tibia zur plantaren Innenseite des I. Metatarsus zieht. Er inseriert an der ganzen tibialen Seite der Grundphalanx der 1. Zehe. Der M. flexor hallucis beugt die 1. Zehe.

### 32. Mm. interossei plantares

Synonyme: M. Fürbringer: Interossei (partim), b. S.; H. Gadow: Vierte plantare Schicht (Nr. XI); St. G. Mivart: Interossei, b. S.; A. Perrin: Deducteur profond des doigts, b. Sph.; C. Rabl: Interossei (partim Nr. 32, b. *Iguana*; M. Sanders: Mm. interossei plantares, b. S.; L. Ribbing: Interdigitales.

Es sind vier plantare Mm. interossei vorhanden, wobei sich der 4. fibularste an die Außenseite des IV. Metatarsus anlegt. Sie bilden die vierte plantare Schicht und werden durch Ästchen aus der Anastomose der Nn. tib. med. et lat. versorgt. Bei *Sphenodon* entspringen sie jeweils von den gegenüberliegenden Basen der Metatarsen. Der Ursprung des 3. M. interosseus erstreckt sich jedoch fast über die ganzen Metatarsen III und IV. Sie inserieren an den fibularen Seiten der Grundphalangen der 1. bis 4. Zehe. Bei den *Lacertilia* ist der 1. plantare M. interosseus zweiteilig. Sein Verhalten ist bei *Uromastix* typisch. Der fibulare schmälere Teil entspringt lateral vom Metatarsus II, während der breitere tibiale Teil dorsal davon entspringt und dem Metatarsus I aufliegt. Beide inserieren am Metatarsophalangalgelenk der 1. Zehe. Der 2. plantare M. interosseus ist meist einheitlich, entspringt von der tibialen Seite des proximalen Metatarsus III und inseriert am Metatarsophalangalgelenk der 2. Zehe. Der 3. plantare Interosseus ist wieder bei *Uromastix* typisch. Auch er ist zweiteilig und entspringt von der tibialen Seite des IV. Metatarsus und inseriert am Metatarsophalangalgelenk der 3. Zehe. Der 4. M. interosseus ist einheitlich und weitgehend selbständig. Sein Ursprung wechselt: bei *Varanus*,

*Tupinambis* und *Physignathus* erfolgt er vom Metatarsus V, bei den übrigen von der fibularen Seite des Metatarsus IV. Er inseriert an dieser Seite des Metatarsophalangalgelenkes der 4. Zehe. Bei *Physignathus* ist er sehr breit und flach. An der Außenseite begleitet ihn ein schmales Sehnenband, welches vom distalen Ende des Metatarsus V entspringt und neben dem Muskel inseriert. Es fehlt bei *Varanus*, *Tupinambis* und *Heloderma*. Distal verlaufen über die Mm. interossei plantares die Sehnen der Mm. interossei dorsales. Bei *Chamaeleo* fehlen plantare Mm. interossei.

Die Mm. interossei plantares nähern die 1. bis 4. Zehe einander und drehen sie etwas fibularwärts.

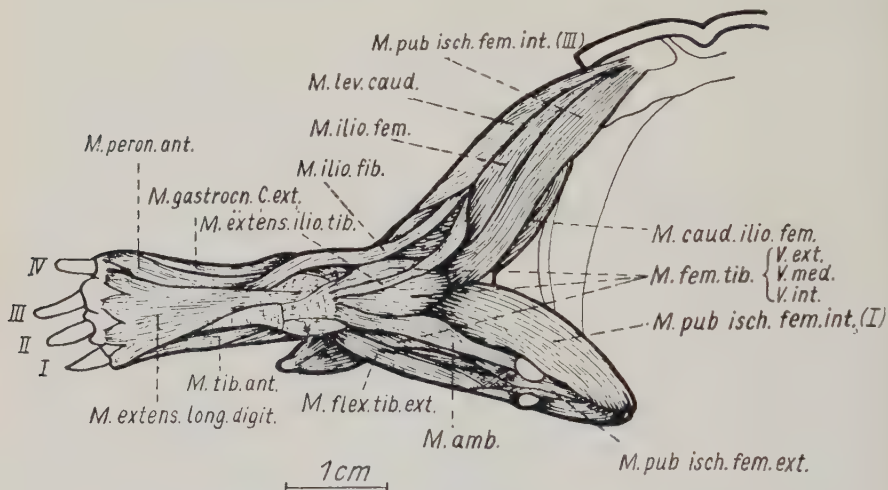


Abb. 15. *Testudo ibera*, Lateralansicht des Beckens und der Hinterextremität in situ; Haut, Plastron und der größte Teil des Carapax sind abgetragen

### h) Muskeln des Fußes (dorsal)

#### 33. *M. extensor digitorum communis brevis*

Synonyme: *M. Fürbringer*: Fibulo tarso digitalis dorsalis, b. S.; *H. Gadow*: I. oberflächliche Lage (Nr. II), b. S.; *St. G. Mivart*: Extensor brevis digitorum, b. S.; *A. Perrin*: Extenseur du deuxième, troisième, quatrième doigt, b. Sph.; *C. Rabl*: Extensor digitorum communis brevis, Nr. 34, b. *Iguana*; *L. Ribbing*: Extensores breves; *M. Sanders*: Extensor brevis digitorum, b. S.

Der *M. extensor digit. comm. brevis* bildet in mehreren Portionen die kurzen Strecker der 2. bis 4. Zehe. Alle werden bei *Sphenodon* und bei den *Sauria* vom N. peroneus innerviert. Bei *Sphenodon* ent-



springen die drei Portionen dieses Muskels dorsal vom Tarsale proximale und von der Intertarsalgelenkkapsel. Ihre dünnen Sehnen gehen in die Dorsalaponeurose der 2. bis 4. Zehe über. Für jede der drei Zehen sind bei den *Lacertilia* zwei Portionen des Muskels vorhanden. Am kräftigsten sind sie für die lange 4. Zehe, für die 3. und 2. Zehe werden sie immer kürzer. Die kräftigste Portion für die 4. Zehe, auch *M. extensor digiti IV*, *Portio lateralis* s. *fibularis* genannt, entspringt vom Tarsale proximale, bei *Varanus*, *Tupinambis*, *Lacerta* und *Heloderma* auch vom IV. Metatarsus. Sie liegt dem Metatarsus IV auf und ihre Sehne vereinigt sich mit der Sehne der *P. medialis* s. *tibialis* zur Strecksehne für die 4. Zehe. Die Portion für die 3. Zehe, der *M. extensor digiti III*, ist ebenfalls zweiteilig. Er entspringt mit dem tibialen Bauch vom Tarsale proximale und mit dem fibularen dorsal vom Metatarsus III. Die vereinigten Teile bilden die Strecksehne für die 3. Zehe. Bei *Heloderma* ist der *M. extensor digiti III* dreiteilig. Der schwächste und kürzeste *M. extensor digiti II* ist mit Ausnahme von *Lacerta* auch zweiteilig. Der tibiale Bauch entspringt vom proximalen Metatarsus I, der fibulare vom dorsalen Metatarsus II. Beide Teile bilden die Strecksehne für die 2. Zehe. Bei *Varanus* vereinigt sich der tibiale Bauch mit dem kurzen Strecker der 1. Zehe und bildet mit diesem die Strecksehne. Bei *Chamaeleo* sind fünf unvollkommen zu trennende Portionen des *M. extens. digit. comm. brevis* vorhanden (Abb. 11). Die drei Portionen am fibularen Teil des Fußes entspringen alle dorsal von den kurzen Metatarsen III bis V, ziehen über die Phalangen und inserieren an den Endphalangen der 3. bis 5. Zehe. Ebenso verhalten sich die zwei Portionen am tibialen Teil des Fußes für die 1. und 2. Zehe. Ferner sind bei *Chamaeleo* noch fünf kleine *Mm. extensores metatarsorum* vorhanden (Abb. 10). Sie entspringen vom Tarsale proximale und inserieren dorsal an den Metatarsen I bis V.

Der Muskel streckt die 2. bis 4. Zehe. Bei *Chamaeleo* wird durch die Streckung der Zehen ein Öffnen des Greiffußes bewirkt.

#### 34. *M. extensor digiti minimi proprius*

Synonyme: C. Rabl: *M. adductor digiti V*, Nr. 36, b. *Iguana*; *M. extensor digiti V proprius*, Nr. 37; A. Perrin: *Extenseur du cinquième doigt*, b. *Sph.*

#### 35. *M. tarsometatarsalis*

Synonym: C. Rabl: Nr. 35, b. *Iguana*.

Diese beiden winzigen Muskeln liegen dorsal dem Metatarsus V auf. Sie werden durch den N. peroneus innerviert, jedoch war die Innervation nicht überall mit Sicherheit festzustellen. Bei *Sphenodon* entspricht ihnen nur ein Muskel, der dorsal vom fibularen Fortsatz des Tarsale proximale und von der Intertarsalgelenkkapsel entspringt. Er teilt sich in zwei Bäume, von denen der mediale zur fibularen Basis des Metatarsus IV geht. Der laterale inseriert am Metatarsophalangalgelenk der 5. Zehe. Bei den *Lacertilia* entspringt ein Teil des M. extens. digit. min. propr. vom Ende des Metatarsus IV und zieht zur Basis der Grundphalanx der 5. Zehe. Der zweite Teil entspringt vom proximalen Metatarsus V und geht in die Strecksehne der 5. Zehe über. Der M. tarsometatarsalis ist sehr schmal und entspringt vom distalen Ende der Fibula und inseriert an einem Band, welches vom proximalen Metatarsus IV zum lateralen Rand des Metatarsus V zieht. Bei *Physignathus* besitzen die kleinen Muskeln kaum Muskelfasern, auch sind sie bei *Trachysaurus* und *Gecko* kaum darzustellen. Bei *Chamaeleo* fehlen sie.

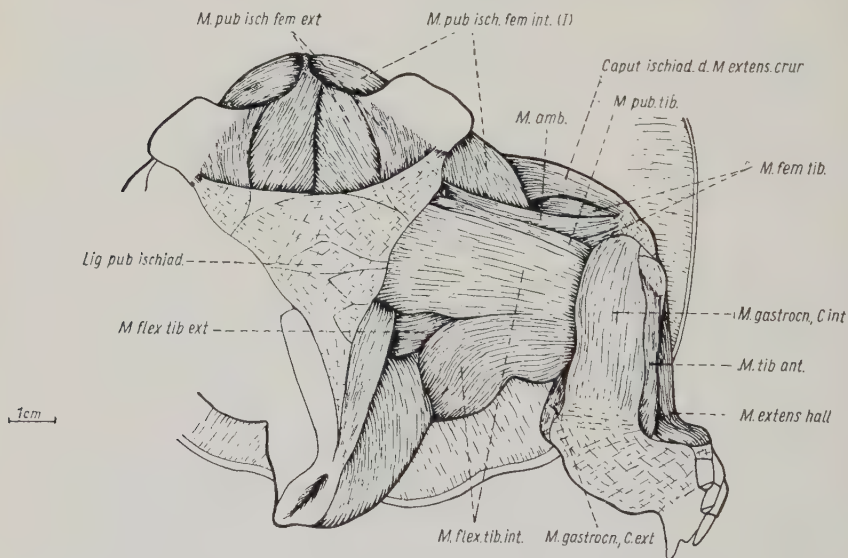


Abb. 16. *Trionyx sinensis*, Ventralansicht der linken Seite nach Abtragung des Plastrons, der Haut und der am Becken inserierenden Bauchmuskeln

Der M. tarsometatarsalis streckt den V. Metatarsus, der eine Teil des M. extens. digit. min. propr. ist ein Strecker der 5. Zehe, der zweite Teil adduciert diese Zehe.

## 36. Mm. interossei dorsales

Synonyme: M. Fürbringer: Mm. interossei (partim), b. S.; H. Gadow: Zweite, tiefere Lage, Nr. IV, b. S.; A. Perrin: Extenseur profond des doigts, b. Sph.; C. Rabl: Interossei (partim), b. *Iguana*; M. Sanders: Interossei dorsales, b. S.

Bei *Sphenodon* sind es drei Muskeln mit je zwei Portionen zwischen der 1. und 2., 2. und 3. und 3. und 4. Zehe. Sie entspringen beiderseits von den entsprechenden Metatarsen und inserieren ebenso an der Grundphalanx der 2. bis 4. Zehe. Außer diesen Muskeln entspringen noch drei schlanke Sehnen von der fibularen Seite der Basis der Metatarsen I bis III, um auf der tibialen Seite, jedoch plantar, des II. bis IV. Metatarsophalangalgelenkes zu inserieren. Bei den *Sauria* sind meist drei Mm. interossei ausgebildet, bei *Lacerta* nur zwei. Sie schlagen ihre Sehnen auf die plantare Fläche des Fußes, wo sie an der tibialen Seite des Metatarsophalangalgelenkes der 2. bis 4. Zehe inserieren. Bei *Physignathus* und *Amphibolurus* sind sie fast nur sehnig ausgebildet, bei *Heloderma* besitzt nur der M. interosseus zwischen 1. und 2. Zehe Muskelfasern. Bei *Chamaeleo* sind drei Mm. interossei dorsales vorhanden. Die Mm. interossei dorsales werden von Ästchen des N. peroneus innerviert.

Sie biegen die 1. bis 3. Zehe etwas tibialwärts.

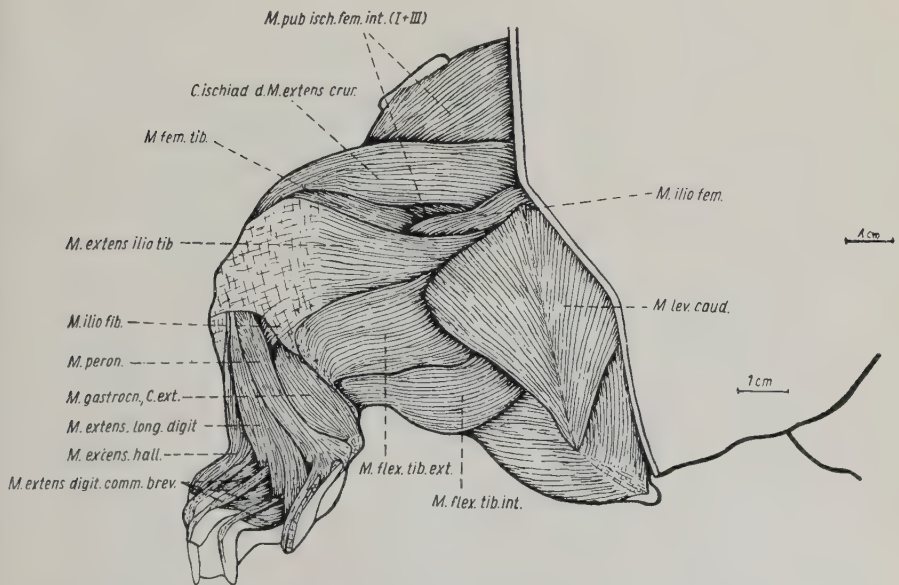


Abb. 17. *Trionyx sinensis*, Dorsalansicht der linken Hinterextremität nach Abtragung des Carapax und der Haut

## B. Nerven

Die im ersten Abschnitt beschriebene Muskulatur wird von den Nerven des Plexus lumbosacralis, und die von der Schwanzwirbelsäule zum Becken ziehenden Muskeln auch von den Ästen der metameren Caudalnerven versorgt. Und zwar sind es die somatomotorischen Bahnen der ventralen Äste der Spinalnerven, die nach der Bildung des Plexus in die Muskulatur eintreten. Der Plexus lumbosacralis ist bei den Reptilien mehr oder weniger deutlich gegliedert: von cranial nach caudal ist ein Plexus lumbalis s. cruralis, ein Plexus sacralis s. ischiadicus und ein Plexus pudendus s. sacrococcygeus zu unterscheiden.

Um für die Beschreibung der überaus großen Variationen einen festen Ausgangspunkt zu haben, wurde der eigentliche Sacralnerv, der zwischen den beiden Sacralwirbeln der Reptilien austritt, für die Zählung der übrigen am Plexus beteiligten Nerven als Ausgangspunkt verwendet. Die cranial davon liegenden Nerven werden als

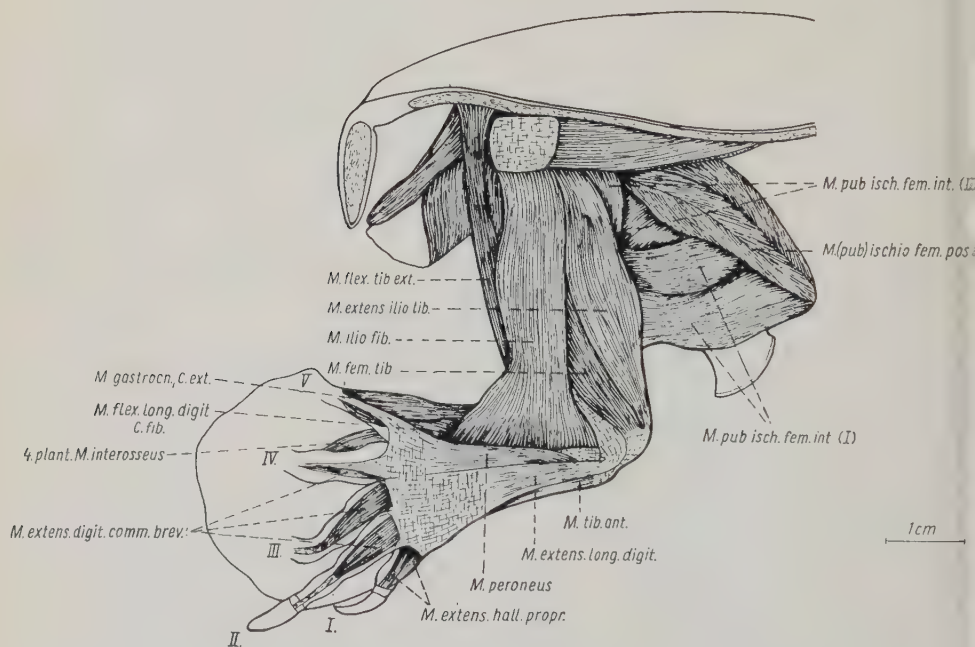


Abb. 18. *Chelonia imbricata*, Lateralansicht des Beckens und der Hinterextremität in situ; Haut, Plastron und der größte Teil des Rückenschildes sind abgetragen



praesacrale und die caudalwärts auf den Sacralnerven folgenden als postsacrale Nerven bezeichnet. Denn allein der Sacralnerv ist nach der Theorie Fürbringers (1870) der einzige, bei verschiedenen Tieren mit Sicherheit zu homologisierende Nerv. Eine Bezeichnung der Nervenstämme nach Nummern, die sie als Spinalnerven haben, ist für die Vergleichung der Muskeln wertlos, da ein Muskel selbst bei nächstverwandten Gattungen aus verschiedenen Nervenstämmen innerviert werden kann.

Die folgende Darstellung des Plexus und der daraus hervorgehenden Extremitätennerven beschränkt sich aus Platzmangel auf *Amphibolurus barbatus*. Auch wegen der überaus großen, scheinbar gesetzlosen Variationen des Plexus bei nahverwandten Gattungen, ja Arten, bei verschiedenen Individuen einer Art und selbst auf der rechten und linken Seite eines Individuums, wie das angeführte Beispiel zeigt, wäre eine Vergleichung sinnlos. Bezüglich der anatomischen Details der Plexus verweise ich auf die beigegebenen Abbildungen (19, 21, 22).

*Amphibolurus barbatus* (Abb. 20):

Bei *Amphibolurus* ergab es sich, daß bei einem der beiden untersuchten Exemplare die Plexus beider Seiten verschieden waren. Der Plexus des zweiten Exemplares zeigte wohl wieder geringe Abweichungen gegen den ersten (es fehlte der Ramus communicans 3 zwischen N. praesacralis I und II), war jedoch auf beiden Seiten gleich ausgebildet. Es wird hier der Plexus des Exemplares mit der Verschiedenheit auf beiden Seiten beschrieben.

Linke Seite: Der N. praesacralis III sendet zunächst einen Ast in den M. quadratus lumborum und weiter distal einen dünnen Zweig in die I. Portion des M. pub-isch.-fem. int. (Nr. 1). Der Hauptteil vereinigt sich dann als Ram. comm. 1 unter Bildung der Ansa lumbalis 1 mit dem N. praesacralis II zum N. obturatorius anterior, der auf der ventralen Beckenfläche die Portionen des M. pub-isch.-fem. ext. (Nr. 2) und den M. pubi-tib. (Nr. 8) versorgt. Ein weiterer Ast durchbohrt die Mm. ischio-fem. (Nr. 7) und pub-isch.-tib. (Nr. 4) von unten, die er zum Teil innerviert und endet in der Haut der Beugeseite des Oberschenkels. Der N. praesacralis II gibt proximal einen dünnen Ramus comm. 2 zum N. praesacralis I ab, der einen Ram. comm. 3 ventral x-förmig überkreuzt. Letzterer vereinigt sich mit einem kräftigen Ast des N. praesacralis II zum N. femoralis. Er wendet sich in einer Furche der P. ilica und zwischen dem M. ilio-fem. (Nr. 13) und dem Teil III des M. pub-isch.-

fem. int. (Nr. 1) auf den Oberschenkel und versorgt die beiden Muskeln. Er gibt dann einen Ast zum M. extens. ilio-tib. (Nr. 10) und weiter distal einen zum M. ambiens (Nr. 9) ab, die von ventral in die Muskeln eintreten. Der eigentliche Stamm des N. femoralis senkt sich im proximalen Oberschenkel in den M. femoro-tib. (Nr. 11) von dorsal ein. Außerdem sendet der N. praesacralis II einen dünnen Ast zur II. Portion des M. pub-isch.-fem. int. (Nr. 1). Der N. praesacralis I ist durch die beiden Rami comm. 2 und 3 mit dem N. praesacralis II verbunden und vereinigt sich bald mit dem kräftigen N. sacralis unter Bildung der Ansa sacralis 1. Aus dem aus dieser Vereinigung entstandenen Nervenstamm entspringt zunächst ein kurzer Ast, der den M. ischio-fem. post. (Nr. 3) innerviert. Als nächster entspringt ein Ursprungsteil des N. obturatorius posterior, der sich mit einem zweiten, der vom Ram. comm. 4 des N. post-sacralis I entspringt, vereinigt (Ansa sacralis 3). Das Verbreitungsgebiet des N. obturatorius posterior liegt am Oberschenkel. Er spaltet sich in drei Äste auf: einer durchstößt die Portion 11 und tritt in die Portion 8 und 9 des M. flex. tib. int. (Nr. 5) ein; ein zweiter versorgt den M. flex. tib. ext. (Nr. 6) und ein Ast innerviert zum Teil den M. ischio-fem. (Nr. 7). Die Vereinigung mit dem Ram. comm. 4 erfolgt auf derselben Höhe des gemeinsamen Nervenstammes aus dem N. praesacralis I und dem N. sacralis, wie die Abtrennung des N. peroneus von demselben. Der N. peroneus entspringt einheitlich und begleitet den N. ischiadicus bis zur Kniekehle. Am Unterschenkel senkt er sich dann in die Spalte zwischen dem M. extens. long. digit. (Nr. 21) und dem M. peroneus anterior (Nr. 23). Dort gibt er Äste zu den beiden letzteren Muskeln ab und distal einen dünnen längeren Zweig, der die Portio lateralis des M. extens. digit. IV (Nr. 33) und die Mm. extens. digit. min. propr. (Nr. 34) und tarsometatarsalis (Nr. 35) innerviert. Ein weiterer Ast des N. peroneus versorgt den M. tibialis anticus (Nr. 22). Der Hauptteil zieht über das Lig. tibio-fibulare und unter den M. extens. hall. propr. (Nr. 25), den er innerviert. Er spaltet sich dann in die drei Nn. digit. dorsales, die die restlichen Portionen des M. extens. digit. comm. brevis (Nr. 33) und die Mm. interossei dorsales (Nr. 36) versorgen; auch gehen von diesen feine Zweige in die Haut des Fußrückens. Nach Aufnahme des Ram. comm. 4 zieht endlich der N. ischiadicus auf die Streckseite des Oberschenkels. Er innerviert dort den M. ilio-fib. (Nr. 12) ganz und den M. ilio-fem. (Nr. 13) teilweise. Vor seiner Aufspaltung zweigt noch ein Hautnerv ab, der die

Haut der Streck- und caudalen Seite des Oberschenkels mit seinen Verzweigungen versorgt. Der N. ischiadicus teilt sich in der Mitte des Oberschenkels in den dorsolateral gelegenen N. tibialis lateralis und in den medialen N. tibialis medialis, die beide durch die lange Endsehne des M. caudi-fem. getrennt werden. Der N. tibialis lateralis innerviert am Unterschenkel den M. peroneus posterior (Nr. 24) und zieht dann unter dem C. externum des M. gastrocnemius zum Fuß. Dort verläuft er medial von dem kleinen M. flex. digit. V in der Furche zwischen Proc. hamatus und Tuberositas des Metatarsus V liegend, in der Tiefe der Fußsohle. Proximal versorgt er dort die Mm. adduct. et flexor digit. V (Nr. 27, 28), tritt unter der Longussehne für die 5. Zehe durch und teilt sich über dem proximalen Metatarsus IV: Zwei Ästchen versorgen die accessorischen Köpfe des M. flex. long. digit. (Nr. 18) und einer den 4. M. interosseus plantaris (Nr. 32). Der Hauptteil zieht unter den M. adductor comm. digit. und anastomosiert dort mit dem N. tibialis medialis. Dieser zieht in der Kniekehle zwischen den beiden Köpfen des M. gastrocnemius in die Tiefe. Proximal am Unterschenkel versorgt er die C. fem. et fib. superius des M. flex. long. digit. (Nr. 18) und den M. interosseus cruris (Nr. 20). Der N. tibialis medialis zweigt dann einen Ast ab, der oberflächlich bis zum Fuß verläuft und ein reiner Hautast ist. Weiter distal versorgt er mit je zwei kurzen Ästen die Köpfe des M. gastrocnemius und verläuft dann zwischen dem C. fib. sup. des M. flex. long. digit. und dem M. tibialis post. (Nr. 19), den er versorgt. Auf der Planta zieht er unter den M. flex. hall. (Nr. 31), innerviert ihn und anastomosiert dann mit dem N. tibialis lateralis. Aus dem Nervenbogen treten drei Ästchen nach ventral zu den Mm. adduct. digit. comm. (Nr. 30), lumbricales (Nr. 29) und flex. digit. comm. subl. (Nr. 26). Der fibulare dieser drei Ästchen stammt sicher ausschließlich vom N. tibialis lateralis, der mittlere ist gemischt und der tibiale stammt aus dem N. tibialis medialis. Auch nach dorsal ziehen Ästchen zu den Mm. interossei plantares (Nr. 32).

Der N. postsacralis I ist bei *Amphibolurus* der letzte am Plexus beteiligte Nerv. Er teilt sich sofort nach dem Ursprung in vier gleichstarke Äste: Der cranialste ist der Ram. comm. 4 zum N. ischiadicus, aus dem ein Ast zum Ursprung des N. obturatorius posterior wird. Der nächste nach caudal anschließende Ast zieht zu den Kloakenmuskeln. Der 3. Ast innerviert den M. caud-ilio-fem. (Nr. 15), der caudalste, längste, zieht zum M. caudi-fem. (Nr. 14).

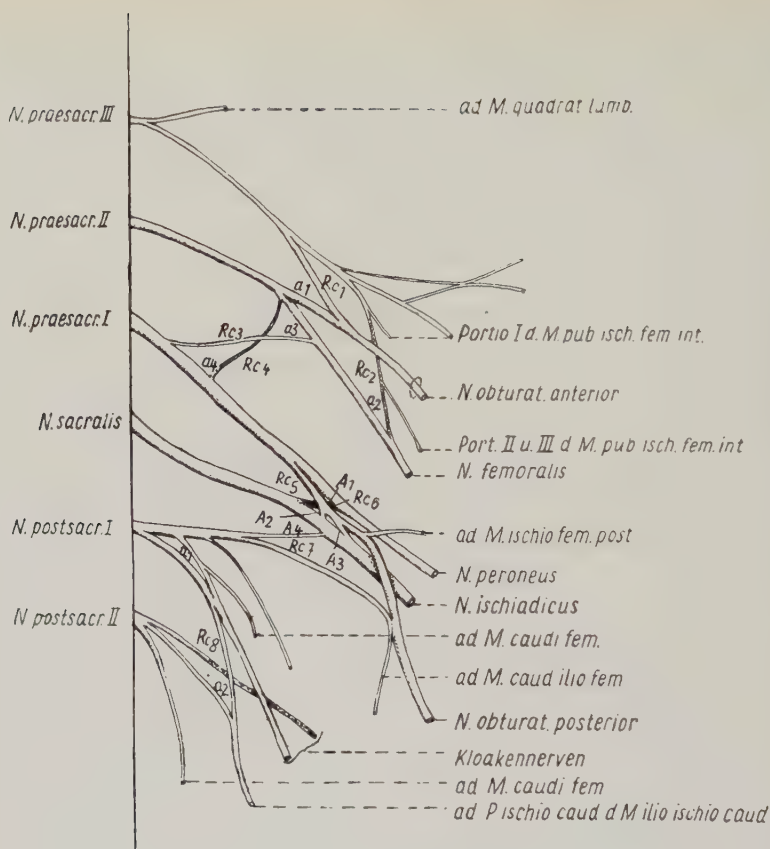


Abb. 19. *Sphenodon punctatum*, Plexus lumbosacralis, linke Seite von ventral

Rechte Seite (Abb. 20): Der Plexus cruralis (N. praesacralis III und II) ist mit dem der linken Seite gleich. Der N. praesacralis I, ebenso wie links durch zwei Rami communicantes mit dem N. praesacralis II verbunden, ist jedoch mehr als doppelt so lang und schwächer als links. Abweichend ist auch der Ursprung des N. peroneus. Sein cranialer Ursprungsast kommt rechts vom N. praesacralis I, weit vor seiner Vereinigung mit dem N. sacralis. Ebenso nimmt der zweite Ursprungsast weit vor der Vereinigung vom N. sacralis seinen Ursprung. Der N. obturatorius posterior entspringt dagegen einheitlich nur vom vereinigten Stamm aus dem N. praesacralis I und dem N. sacralis. Der N. postsacralis I ist wieder mit der linken Seite völlig gleich.



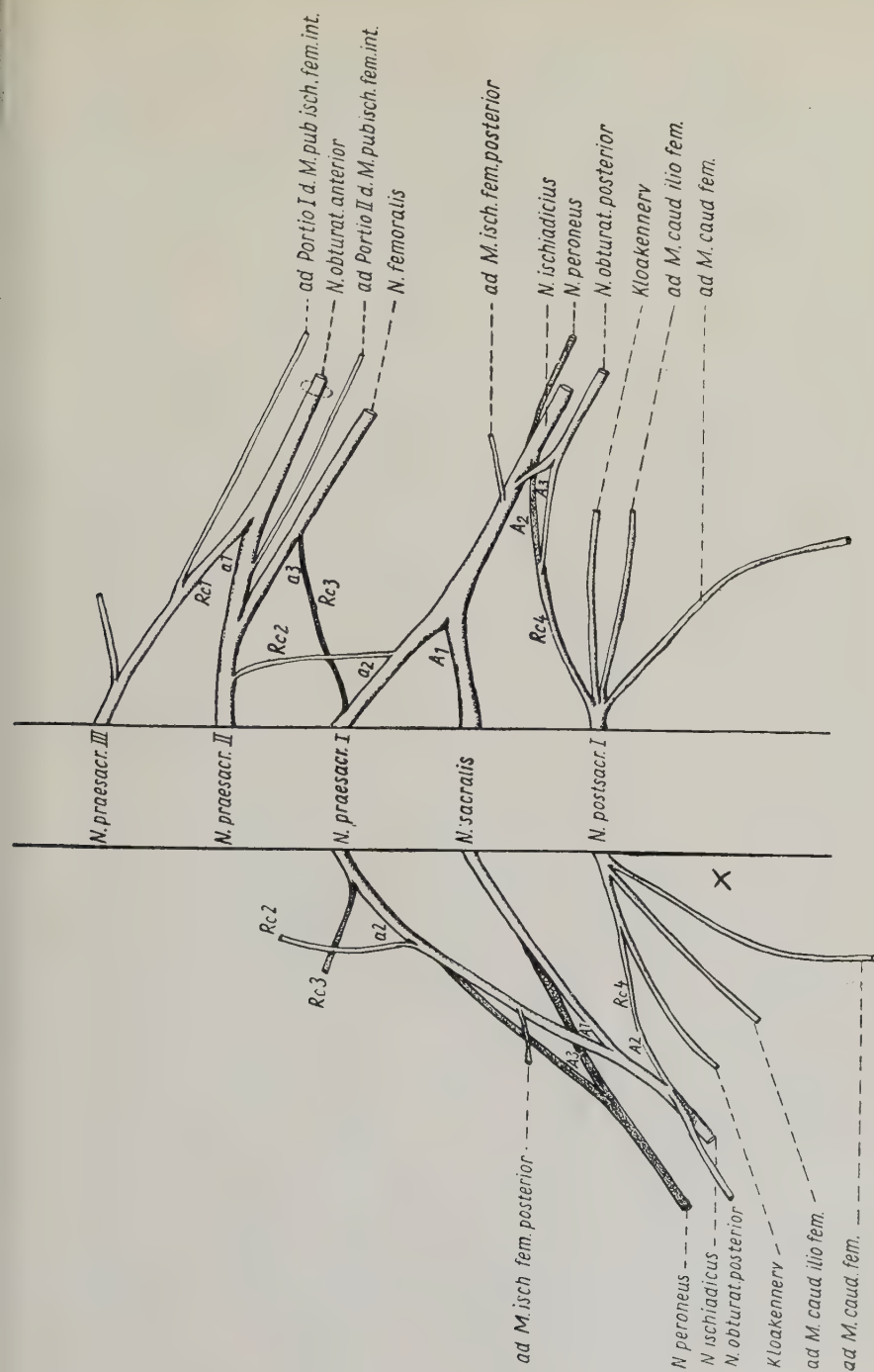


Abb. 20. *Amphibolurus barbatus*, Plexus lumbosacralis, rechte und linke Seite von ventral

## Vergleichender Teil

Im folgenden Abschnitt sollen nun die Elemente der Becken- und Hinterextremitätenmuskulatur der *Lacertilia* einschließlich *Chamaeleo*, wofür der in der Literatur gebräuchliche Name *Sauria* verwendet wurde, sowie deren Innervation untereinander und mit denen von *Sphenodon*, *Crocodilus porosus* und drei Vertretern der *Chelonia* verglichen werden.

### A. Muskulatur

#### 1. M. pub-ischio-femoralis internus

Bei diesem Muskel, der fast allein die dorsale Bedeckung des Beckens ausmacht, ist zunächst festzustellen, ob es sich um einen zwei- oder dreiteiligen Komplex handelt. Bei den untersuchten *Lacertilia* konnte ich stets drei Teile vorfinden, bei *Chamaeleo*, *Crocodilus* und den drei Schildkröten nur zwei. Diese Teile gehören entschieden zusammen, obwohl sie vielleicht manchmal den Eindruck selbständiger Muskelindividuen machen. Sie haben nicht nur gleiche Innervation, sondern sind auch oft verwachsen und zeigen die gleichen topographischen Beziehungen. Wo nun der Muskel zweiteilig ist, nach meiner Untersuchung auch bei *Chamaeleo*, sind die beiden Teile leicht als Teil I und III der *Lacertilia* zu homologisieren, da der III. Teil stets medial von dem, durch das Foramen obturatorium der P. pubica oder durch das Foramen pubo-ischiadicum ziehenden N. obturatorius anterior liegt. Bei den *Lacertilia* besteht die Tendenz zur Vergrößerung des II. Teiles (*Tupinambis*, *Lacerta*, *Uromastix*). Bei *Sphenodon* und *Crocodilus* bestehen keine bedeutenden Unterschiede gegenüber den *Sauria*. Auffallend ist das umgekehrte Größenverhältnis der beiden Portionen des M. pub-isch.-fem. int. bei den Land- und Wasserschildkröten. Während der I. Teil bei *Chelonia imbricata* besonders mächtig ausgebildet ist, ist der Teil III bei *Testudo* der weitaus größere. Dies ist so zu verstehen, daß der Teil I um so stärker entwickelt ist, je höher und breiter die P. pubica ist, oder richtiger, mit seiner stärkeren Entwicklung bewirkt er die breitere Entfaltung dieses Knochens. Der Teil I des M. pub-isch.-fem. int. hält auch, zusammen mit den ventral am Becken liegenden Portionen des M. pub-isch.-fem. ext., die Extremität wie ein Steuerruder fixiert ins Wasser. Der Teil III bei *Testudo* ermöglicht dagegen ein weiteres Vorziehen der Extremität durch seinen weit cranial verlagerten Ursprung.

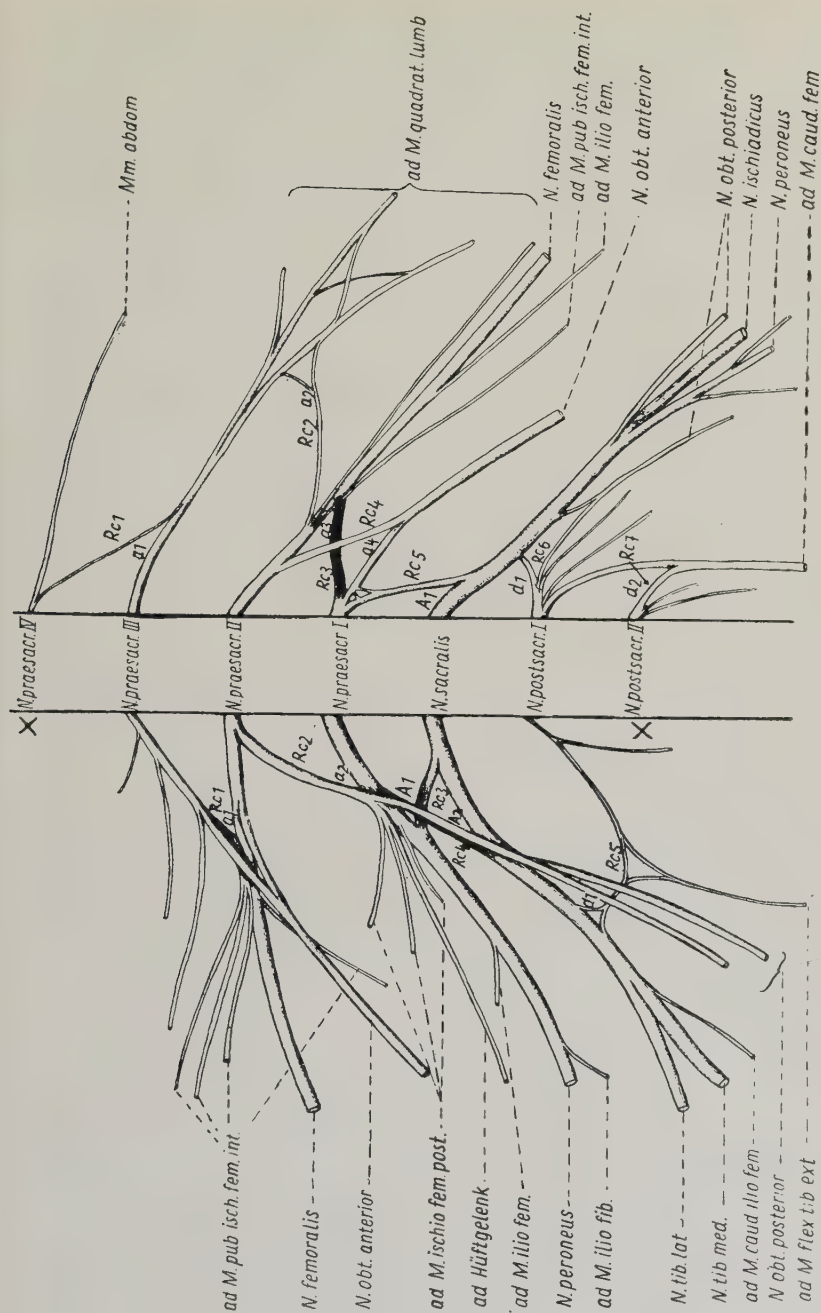


Abb. 21. *Chelonia imbricata*, Plexus lumbosacralis, rechte Seite von ventral

Abb. 22. *Crocodilus porosus*, Plexus lumbosacralis, linke Seite von ventral

## 2. M. pub-ischio-femoralis externus

Auch dieser Muskel auf der ventralen Beckenfläche ist mehrteilig. Bei den *Lacertilia* und *Trionyx* sind es vier, bei *Chamaeleo* und *Chelonia* drei Portionen. Bei *Crocodilus* und *Testudo* ist er ebenso wie der vorige Muskel nur zweiteilig. Bei *Sphenodon* bildet der Muskel eine fast einheitliche Masse. H. Gadow (1882) beschreibt bei den *Sauria* nur zwei Portionen. Die einzelnen Teile dieses Muskels treten aber noch inniger miteinander in Verbindung, als dies beim M. pub-isch-fem. int. der Fall war. Ihre Fasern konvergieren alle gegen den Trochanter internus fem., wo sie stets zusammen inserieren. Die Unterschiede des Ursprungsbereiches der einzelnen Teile innerhalb des Winkels, welchen die P. pubica, das Lig. medianum und die Symphysis interischiadica bilden, sowie die verschiedenen Verschmelzungen der einzelnen Teile sind bei den *Lacertilia* wenig von Bedeutung. Auffallend ist das Verhalten der Insertionssehne bei *Sphenodon*, die sich am Femur um den Trochanter int. herumwindet und am Trochanter externum inseriert. Bei *Crocodilus*, wo das feste Gefüge des Beckenrahmens durch die fehlende Symphysis interpubica und durch den Ausschluß der P. pubica von der Bildung des Acetabulums verlorengegangen ist, ist die Gestalt des M. pub-isch-fem. ext. wie folgt zu erklären. Zur Vermeidung einer zu starken exorotatorischen Komponente ist es notwendig, den Raum zum Ansatz einer Portion des M. pub-isch-fem. ext. dort auszusparen, wo eine solche bei ihrer Kontraktion in diesem Sinne wirken würde. Bei *Testudo* dagegen nehmen die beiden Portionen den ganzen zur Verfügung stehenden Raum in der Beckenmedianen zum Ursprung ein, da diese teils knöchern, teils knorpelig befestigt ist. Bei den Schwimmformen *Trionyx* und *Chelonia* erklärt sich die mächtige Ausbildung des M. pub-isch-fem. ext. ebenso wie für den Teil I des M. pub-isch-fem. int.

## 3. M. ischio-femoralis-posterior

Der Muskel ist bei *Sphenodon* und den *Sauria* im Gegensatz zu den Schildkröten nur klein und benützt nirgends die P. pubica zum Ursprung. Bei *Testudo* und *Chelonia* ist er sehr kräftig entwickelt und liegt dorsal am Becken dem M. pub-isch-fem. int. auf. Bei *Trionyx* ist er klein, was, wie noch oft, diese abseits stehende Gruppe der *Chelonia* charakterisiert.



## 4. M. pub-ischio-tibialis

Dieser bei den *Sauria* und *Sphenodon* so mächtig ausgebildete Beuger des Unterschenkels fehlt bei *Crocodylus* und ist bei den Schildkröten nur mehr als Rest zu finden. Bei den *Sauria* treten, vor allem am cranialen Rand, Längsspalten auf. Bei *Physignathus* und *Amphibolurus* ist der ganze Muskel schmal, was auf Grund der Verwandtschaft, jedoch nur bei *Physignathus* auch auf Grund der funktionellen Beanspruchung erklärbar zu sein scheint. Da besonders bei schwimmenden Formen die Hauptfunktion bei der Lokomotion vom Schwanz ausgeübt wird und die Beugung des Unterschenkels nur in beschränktem Maße notwendig ist, erklärt sich der Verlust dieses Muskels bei den Krokodilen und seine Reduktion bei *Physignathus*. Bei den Schildkröten ist die Reduktion des M. pub-isch.-tib. so zu verstehen, daß eine zusätzliche Adduction oder kräftige Ventralflexion der Extremität durch die Ausbildung des Plastrons unmöglich wird. Nach der Doppelinnervation des Muskels bei *Sphenodon* und den meisten *Lacertilia* durch die Nn. obturatorius anterior und posterior wäre eine vordere und eine caudale Muskelmasse zu unterscheiden.

## 5. und 6. M. flexor tibialis internus et externus

Die so großen und doch unwichtigen Variationen dieses Muskelkomplexes wurden schon bei den Befunden erwähnt. Bei den *Agamidae* findet sich auch hier eine Einheitlichkeit innerhalb der Familie, trotz verschiedener funktioneller Beanspruchung. Bei den *Sauria* konnten die drei homologen Teile des M. flex. tib. int. immer aufgefunden werden, während es schon bei *Sphenodon* durch den sehr unvollkommen zu trennenden Komplex schwerer war. Unmöglich war es, die Homologa der drei Teile des M. flex. tib. int. der *Sauria* bei *Crocodylus* zu finden. Auch die Schildkröten weisen eine ihnen eigene Art der Ausbildung dieses Muskelkomplexes auf. Bei *Testudo* ist er gegen den der Wasserformen schwach und fast ganz auf den M. flex. tib. ext. beschränkt. Infolge des starren Plastrons dient die Beugung des Unterschenkels hier vor allem nur zum schützenden Einziehen des Beines. Bei *Trionyx* und *Chelonia* dagegen muß die Bewegung der steuernden Hinterextremität subtil abzustufen sein. Auch ist eine stärkere Adduction im Hüftgelenk infolge des beweglichen Plastrons möglich. Bei allen Formen ist

noch die enge Beziehung der Sehne des *M. flex. tib. ext.* mit den Köpfen des *M. gastrocnemius* oder der Unterschenkelfascie zu erwähnen.

### 7. *M. ischio-femoralis*

Je nach seinem Ursprungsort lassen sich bei den *Sauria* drei Typen seiner funktionellen Wirksamkeit unterscheiden. Entspringt er weiter caudal, wie bei *Varanus*, *Trachysaurus* und *Chamaeleo*, so ist seine Funktion ein Einwärts- und zugleich Nach-caudal-Ziehen des Oberschenkels. Entspringt er jedoch weiter cranial, wie bei *Lacerta*, *Gecko* und *Heloderma*, so ist trotz derselben Insertion an der Unterseite des Femur die Zugrichtung des Muskels eine andere. Er ist dann ein reiner Adductor, nur mit einer geringen Einwärts-Rollung verbunden. Zu diesem Typus gehört auch *Crocodylus*. Bei den übrigen *Sauria* und bei *Sphenodon* finden sich schließlich beide Typen kombiniert. Bei den Schildkröten ist der *M. ischio-fem.* im Vergleich zu den *Sauria* viel schwächer ausgebildet, bei *Trionyx* fehlt er überhaupt. Sein Ursprung ist noch weiter nach caudal gerückt und der Adduction des Oberschenkels sind durch das Plastron Grenzen gesetzt. Bei *Sphenodon* und jenen *Lacertilia*, die eher noch Schiebekriecher als Schreitkriecher sind (*Varanus*, *Tupinambis*, *Agamidae*, *Iguana*), zeigt der Muskel noch Doppelinnervation durch die *Nn. obturatorius anterior* und *posterior*. Bei *Lacerta*, *Heloderma*, *Gecko* und *Chamaeleo* sowie auch bei *Crocodylus* und den Schildkröten ist es dagegen der *N. obturatorius anterior* allein, der diesen Muskel versorgt. Vielleicht läßt diese Tatsache den Schluß zu, daß die Bewegung durch Schiebekriechen unter entscheidender Mitwirkung des Schwanzes, wie sie die erste Gruppe der genannten *Lacertilia* zeigt, das primäre ist. Denn dort ist der *M. ischio-fem.* noch Konkurrenzgebiet zweier Nerven. Bei weiter spezialisierten Bewegungsformen hat sich dagegen der *N. obturatorius anterior* allein dieses Innervationsgebiet gesichert. Ähnliches trifft auch für den *M. pub-isch.-tib.* zu.

### 8. *M. pubi-tibialis*

Der schmale Muskel ist bei *Varanus* und *Uromastix* zwei-, bei *Tupinambis* und *Iguana* dreiköpfig. Ein Teil entspringt stets von der Aponeurose des I. Teiles des *M. pub-isch.-fem. int.* C. Rabl (1916) meint, diese innige Beziehung könnte den Muskel als eine

Fortsetzung des M. pub-isch.-fem. int. auffassen lassen. Würde man das gelten lassen, so müßte die teilweise gemeinsame Insertion mit der Portion 11 des M. flex. tib. int. in ähnlicher Weise gedeutet werden. An der Selbständigkeit des M. pubi-tib. ist jedoch nicht zu zweifeln. Seine verbindende Lage zwischen den Mm. pub-isch.-fem. int. und flex. tib. int. läßt sich durch seine funktionelle Wirksamkeit verstehen. Auch seine wechselnde Innervation einmal aus dem N. femoralis und dann wieder aus dem N. obturatorius anterior bei *Sphenodon* und den *Sauria* lassen seine Zugehörigkeit zu dem einen oder anderen Komplex fraglich erscheinen. Bei *Crocodylus* fehlt der M. pubi-tib. wohl aus denselben Gründen, warum der Verlust des M. pub-isch.-tib. eingetreten ist. Die Deutung eines schmalen Muskelbündels, welches zusammen mit dem M. ischio-fem. inseriert, ist unsicher. Man könnte es für einen Rest des M. pubi-tib. halten. Ganz abweichend ist der Ursprung des M. pubi-tib. bei *Testudo*, der hier nur an seiner Insertion zu erkennen ist. Bei *Chelonia* und *Trionyx* ist der Muskel schwach, aber normal ausgebildet. Auch bei *Testudo* zeigt seine Verwachsung mit dem M. flex. tib. int. eine enge Beziehung zu diesem Muskel.

#### 9. bis 11. M. ambiens, M. extensor ilio-tibialis und M. femoro-tibialis

Diese drei Muskeln bilden durch ihre gemeinsame Hauptfunktion, gemeinsame Insertion und Innervation einen eng zusammengehörigen Komplex. Sie sind Strecker des Unterschenkels. Mehrere Autoren bezeichnen sie daher als Teile eines M. extensor triceps. Der Ursprung des M. ambiens ist bei den *Sauria* sehr wechselnd, was sich jedoch wenig in seiner Funktion auswirkt. Zu beachten ist der Verlauf seiner Sehne bei *Crocodylus*, die sich direkt in den M. peroneus posterior fortsetzt und diesen Muskel in seiner Wirkung, einer Auswärtsdrehung des Fußes, unterstützt. Bei den Schildkröten ist der Muskel schwach. Bei *Testudo* ist auch der M. extens. ilio-tib. dünn und schwach, was aus der geringen Möglichkeit einer Abduction zu verstehen ist. Die Streckung des Unterschenkels wird bei den *Trionychidae* neben den Mm. femoro-tib. und ambiens noch durch ein mächtiges C. ischiadicum des M. extens. cruris besorgt. Dieses kommt nur den *Trionychidae* zu, wieder ein Beweis für die Sonderstellung dieser Familie. Der M. femoro-tib. ist meist einheitlich, nur bei den Schildkröten sind drei Vasti zu unterscheiden. Bei *Chelonia*

ist der *Vastus externus* am kräftigsten, während bei *Testudo* und *Trionyx* der mediale Bauch am stärksten entwickelt ist.

### 12. M. ilio-fibularis

Bei den *Sauria* und *Sphenodon* weist der einförmige Muskel fast keine Unterschiede auf. Bei *Crocodylus* besteht er hingegen aus zwei Portionen, von denen die, welche sich mit dem M. extens. ilio-tib. vereinigt, hauptsächlich zur Abduction der Extremität dient. Die zweite wird durch ihren Ansatz an der Fibula zum Beuger des Unterschenkels. Zu erwähnen ist auch die Verbindung dieser zweiten Portion mit dem C. externum gastrocnemii und dem M. peroneus. Bei *Testudo* ist der M. ilio-fib. schmal, bei *Chelonia* fällt jedoch seine mächtige Entwicklung auf.

### 13. M. ilio-femoralis

Dieser Muskel zeigt bei *Crocodylus* und den Schildkröten ein ganz anderes Verhalten als bei *Sphenodon* und den *Sauria*. Bei *Crocodylus* schließe ich mich der Ansicht H. Gadows (1882) an, wonach der M. ilio-fem. im vorderen Teil einer mit dem M. caud-ilio-fem. gemeinsamen Muskelmasse enthalten sei. Und zwar deshalb, weil die Doppelinnervation für diese Annahme spricht und ein, dem Verhalten des M. ilio-fem. der *Sauria* entsprechender Muskel bei *Crocodylus* fehlt. Die Innervation der erwähnten gemeinsamen Muskelmasse erfolgt im vorderen Teil aus dem Plexus ischiadicus. Bei den Schildkröten ist der M. ilio-fem. weit nach dorso-cranial verlagert. Er beschränkt daher seine Insertion auf den Trochanter ext. fem., wodurch seine Funktion, Beugung im Hüftgelenk und geringe Auswärtsrotation der Extremität, wenig wirksam ist.

### 14. und 15. M. caudi-femoralis und M. caud-ilio-femoralis

Der M. caudi-fem. bildet mit dem M. caud-ilio-fem. eine Muskelgruppe, welche in sich sowohl Merkmale einer Extremitäten- als auch Schwanzmuskulatur vereinigt. Sie füllt ein dreieckiges Fenster zwischen den dorsalen und ventralen Ansätzen der Schwanzmuskulatur am Becken aus. Der Bau und die funktionelle Bedeutung dieser Muskelgruppe für die *Sauria* wurde von M. Schima (1928) in einer unveröffentlichten Dissertation untersucht. Ihre Ergebnisse sind folgende: Die funktionelle Bedeutung besteht entweder im Rückwärtsziehen des Oberschenkels mit Einwärtsrotation



desselben oder in einem Seitwärtsziehen des Schwanzes. Erweitert wird die Funktion, wenn sich die lange Insertionssehne des *M. caudifem.* mit der Ursprungssehne des *C. externum* des *M. gastrocnemius* verbindet, wodurch nach *M. Schima* ein gleichmäßiges Anpressen der gesamten Fußfläche an die Unterlage bewirkt wird. Dazu möchte ich ergänzend feststellen, daß die Hauptfunktion dieser Muskelgruppe in einer Übertragung und Unterstützung der Ruderbewegung des Schwanzes zu bestehen scheint, wobei sie zugleich das Femur nach hinten zieht. Da der Fuß fest verankert ist, wird der Körper dadurch nach vorne getrieben.

Nach der Ausdehnung des *M. caudifem.* in den Schwanz läßt sich bei den *Sauria* eine Reihung vornehmen, die wohl der Mithilfe des Schwanzes bei der Lokomotion entspricht. So nahm der Muskel bei *Varanus* von 24, bei *Tupinambis* von 18, bei den *Agamidae* von 11 bis 14, bei *Iguana* und *Lacerta*, bei der auch die geringe Größe zu berücksichtigen ist, von 12, dagegen bei *Gecko* nur von 5 postsacralen Wirbeln seinen Ursprung. Ebenso ist der Muskel bei *Heloderma* und *Trachysaurus*, wo er nur von 6, und am meisten bei *Chamaeleo*, wo er nur von 3 postsacralen Wirbeln entspringt, reduziert. Der Schwanz von *Chamaeleo* ist nur zu sehr geringer Seitwärts-, hauptsächlich aber zu einer Ventralbeugung fähig. Ebenso ist das abweichende Verhalten des *M. caudiliofem.* bei *Chamaeleo* zu erklären. Die Wirkung der langen Sehne des *M. caudifem.* wird nur gering sein, besonders wenn sie am *Caput tibiae* oder *fibulae* ansetzt, wo sie dann eine geringe Beugung des Kniegelenkes bewirken kann. *Sphenodon* unterscheidet sich kaum von den *Sauria*. Mit der Deutung des *M. caudiliofem.* bei *Sphenodon* habe ich mich bereits bei den Befunden auseinandergesetzt. Bei *Crocodylus* beweist der mächtige, zweiteilige *M. caudifem.* ebenfalls die Bedeutung des Schwanzes für die Lokomotion. Wenn auch den Schildkröten ein *M. caudifem.* infolge der Umgestaltung der Schwanzregion fehlt, ist der *M. caudiliofem.*, wenn auch sehr verschieden von den *Sauria*, vorhanden und besonders bei Schwimmern gut entwickelt. Auch bei *Testudo* kommt, ähnlich wie bei *Crocodylus*, eine Verwachsung mit dem *M. iliofem.* vor. Zur Innervation des *M. caudiliofem.* ist zu sagen, daß ich nirgends eine Innervation aus dem *N. praesacralis I* feststellen konnte, wie sie *Gadow* (1882) für Krokodile und *Sauria* angibt. Immer waren es Äste postsacraler Nervenstämme, bei *Crocodylus* und *Chelonia* auch solche aus dem Sacralnerven, welche den *M. caudiliofem.* versorgen.

## 16. M. ilio-ischio-caudalis

Die dorsale und ventrale Portion dieses Muskels, die auch als selbständige Muskel gelten könnten, stellen das morphologisch differenzierte Ende der Schwanzmuskulatur dar, soweit sie am Becken inseriert. Hier wird die Überbrückungsaufgabe des Beckens deutlich. Aus der Einförmigkeit des Verhaltens des Muskels bei allen anderen Formen, abgesehen von den Schildkröten, ist seine Ausbildung bei *Chamaeleo* hervorzuheben. In seinem Wickelschwanz ist die seitlich liegende P. ilio-caud. über 15 Caudalwirbel, die P. ischio-caud. jedoch bis zum Schwanzende zu verfolgen. Daraus folgt, daß der Wickelschwanz nur in seinem proximalen Teil zu einer geringen Seitwärtsbiegung fähig ist, aber in seiner ganzen Länge eine unbegrenzte Ventralflexion erlaubt. Somit hat der Schwanz bei *Chamaeleo* seinen ursprünglichen Charakter als Ruder verloren und ist zu einem Wickelschwanz geworden. Bei den Schildkröten fällt eine Funktion des Schwanzes für die Lokomotion überhaupt weg. Hier ist es die Wirkung mehrerer Muskeln, von deren Beschreibung abgesehen wurde, lediglich den Schwanz unter der schützenden Schale zu bergen.

## 17. M. gastrocnemius

Der Muskel besteht bei allen untersuchten Formen aus zwei Köpfen. Mit Ausnahme der Schildkröten und einiger *Sauria* verbindet sich die lange Sehne des M. caudi-fem. mit der Ursprungssehne des C. externum. Auch verläuft oft ein Teil der Sehne des M. flex. tib. ext., an die Unterseite des C. internum angepreßt, zu diesem Kopf und verschmilzt mit ihm. Es unterstützt dies den M. flex. tib. ext. in seiner Funktion. Der M. gastrocnemius zeigt bei den *Lacertilia* und *Sphenodon* nur geringe Verschiedenheiten. Bei *Chamaeleo* wird der Muskel dem abweichenden Fußbau gerecht. Das C. internum beteiligt sich bei *Crocodylus* nicht an der Bildung der Plantaraponeurose und die Sehne des C. externum inseriert dort zum Teil am Metatarsus V. Beide Tatsachen bewirken eine stärkere Pronation des Fußes, als dies bei den *Lacertilia* der Fall sein kann. Bei den Schildkröten ist das Überkreuzen der Sehnen der beiden Köpfe deutlicher als bei den *Sauria*. Bei den schwimmenden Schildkröten, besonders bei *Chelonia*, ist der M. gastrocnemius viel schwächer, als etwa bei *Testudo* und größtenteils sehnig. Eine Atrophie, die bei *Chelonia* für alle Unterschenkelmuskeln gilt und

auf das geringe Maß der Notwendigkeit, den Unterschenkel und Fuß als Fläche des Steuerruders bewegen zu müssen, zurückzuführen ist.

### 18. M. flexor longus digitorum

Dieser mehrköpfige Komplex zeigt bei den *Sauria* im einzelnen ein sehr wechselndes Verhalten, wie es bei den Befunden ausgeführt wurde. Am Unterschenkel finden sich im typischen Falle drei, am Fuß zwei zusätzliche Köpfe. Es können auch am Unterschenkel weitere Köpfe vorkommen (*Varanus*, *Physignathus*, *Tupinambis*), als auch das C. fibulare inferius oft fehlen kann (*Gecko*, *Lacerta*, *Trachysaurus*, *Chamaeleo*). Während die Unterschiede zwischen den *Lacertilia* von geringer Bedeutung sind, ist das Verhalten dieses Muskels bei *Chamaeleo* aus der Umgestaltung der Extremität zu verstehen. Hier bilden die Sehnen der drei Unterschenkelköpfe (plantare fehlen) keine Sehnenplatte, sondern ziehen in einer Rinne in der die Kraftrichtung des Muskels geändert wird, zu den Innenseiten des Greiffußes. Eine Flexion der Zehen bewirkt so ein Schließen des Greiffußes. Die Verbindung der einzelnen Beugeschnen untereinander garantiert ein koordiniertes Zusammenwirken. *Sphegnodon* zeigt eine Ähnlichkeit mit *Varanus*, da bei beiden ein Kopf des M. flex. long. digit. von der Sehne des M. flex. tib. ext. und int. seinen Ursprung nimmt. Bei *Testudo* waren nur zwei Unterschenkelköpfe des M. flex. long. digit. vorhanden, bei *Trionyx* und *Chelonia* dazu noch ein C. tarsale.

### 19. M. tibialis posticus

Der Muskel führt seinen Namen zu Unrecht, da er meist nur von der Fibula entspringt. Der Name fibulo tarsalis, den Sieglbauer (1909) gebraucht, wäre viel treffender. Trotzdem wird der Name M. tibialis posticus fast von allen Autoren beibehalten, weil die Sehne in ihrer Ausbreitung an die Verhältnisse des M. tibialis posterior des Menschen erinnert. Bei den *Lacertilia* schwankt der Muskel wenig. Die Drehung des Fußes im Intertarsalgelenk nach innen wird besonders bei *Chamaeleo* durch seinen nach distal gerichteten Ursprung und den schräg tibialen Verlauf seiner Sehne verstärkt. Auch wird dies bei *Crocodylus* durch die Insertion an den Basen des I. und II. Metatarsus sowie durch eine zusätzliche Portion betont. Bei den Schildkröten ist der Muskel sowohl mit dem M. flex. long. digit. als auch mit dem M. interosseus cruris ver-

wachsen. Mit dem Ansatz am Metatarsus I ist auch eine Plantarflexion der 1. Zehe, neben einer solchen des ganzen Fußes, verbunden.

#### 20. *M. interosseus cruris*

Bei allen untersuchten *Sauria* und *Sphenodon* bestand dieser Muskel aus zwei Portionen, obwohl Gadow (1882) nur von einem *M. interosseus* spricht. Sie füllen proximal und distal das *Spatium interosseum* aus. Bei *Crocodylus* und *Testudo* war nur ein einheitlicher Muskel vorhanden. Dieser nahm bei *Crocodylus* nur den distalen Teil, bei *Testudo* dagegen das ganze *Spatium interosseum* ein.

#### 21. *M. extensor longus digitorum*

Auch der Name für diesen Muskel aus der menschlichen Anatomie wäre einer Korrektur zu unterziehen, obwohl er von allen Autoren gebraucht wird. Denn der *M. extens. long. digit.* ist bei *Sphenodon* und den *Sauria* kein Zehenstrecker, sondern bewirkt eine Dorsalflexion des Mittelfußes im Intertarsalgelenk. Bei *Chamaeleo* wird die Leistung des Muskels durch zusätzliche Fasern, welche von der Streckseite der Tibia entspringen und dort einen Fixpunkt bilden, unterstützt. Bei *Sphenodon* und *Chamaeleo* ist der *M. extens. long. digit.* mit dem *M. peroneus* in Verbindung. Bei *Crocodylus* wird sein distaler Teil, ehe er sich in vier Sehnenzipfel spaltet, durch ein *Lig. tibio fibulare inferius*, welches den *Sauria* fehlt, an die dorsale Fläche der proximal vom Intertarsalgelenk gelegenen Knochen angepreßt. Der nur den *Trionychidae* zukommende selbständige *M. extensor hallucis* zeigt wieder die besondere Stellung dieser Gruppe. Er bildet hier den Randmuskel des Fußes, der den *M. tibialis anticus* ganz auf die Beugeseite drängt. Bei *Chelonia* ist der *M. extens. long. digit.* rudimentär im Hinblick auf die geringe Beweglichkeit im Intertarsalgelenk.

#### 22. *M. tibialis anticus*

Der Muskel ist bei *Trachysaurus* im Verhältnis zu den anderen *Lacertilia* sehr kräftig, denn seine Wirkung ist für eine wühlende Tätigkeit der Extremität besonders günstig. *Chamaeleo* unterscheidet sich von den *Lacertilia* und *Sphenodon* durch seinen weit nach distal gerückten Ursprung des *M. tibialis ant.*, ein Verhalten, das auch beim *C. internum* des *M. gastrocnemius* zu bemerken war.



Bei *Crocodylus* ist der Muskel ganz auf die Streckseite gerückt und läßt die laterale Fläche der Tibia ohne Muskelbelag. Zudem vereinigt er sich dort mit dem M. extens. long. digit., wodurch er bei einer Dorsalflexion des Fußes durch diesen Muskel bevorzugt auf den medialen Innenrand wirkt. Bei den Schildkröten ist der M. tibialis ant. schwach und besonders bei *Trionyx*, wo er durch den M. extens. hallucis ganz auf die Beugeseite gedrängt wird, ein Supinator des Intertarsalgelenkes.

### 23. und 24. M. peroneus anterior und M. peroneus posterior

Im ursprünglichen Falle ist nur ein M. peroneus vorhanden. So bei *Sphenodon* und den Schildkröten. Von Sieglbauer (1909) wird dies als ein weiterer Beweis dafür angesehen, daß die Schildkröten, und nicht wie Fürbringer (1870) behauptet, die *Lacertilia* am tiefsten in der Reptilienklasse stehen. Sieglbauer kommt deshalb zu dieser Ansicht, weil er die Schildkröten von den urodelen Amphibien ableitet. Obwohl die Schildkröten zweifellos eine phylogenetisch alte Gruppe der Reptilien bilden, geschieht diese Ableitung trotzdem in Verkennung der phylogenetischen Wurzel der Reptilien, die nicht von den Urodelen abgeleitet werden dürfen. Sieglbauers (1909) Anschauung ist vom Standpunkt dieser Untersuchung entgegen zu halten, daß auch die *Lacertilia* *Gecko*, *Heloderma* und *Trachysaurus* -- nach Angaben Gadows (1882) auch *Cyclodus gigans* -- nur einen M. peroneus besitzen. Dagegen tritt bei *Trionyx* ein Muskel auf, der als Anlage eines M. peroneus posterior gewertet werden kann. Fest steht, daß der Besitz zweier Mm. peronei ein Zeichen phylogenetisch höherer Organisation ist. Ebenso kann als sicher gelten, daß der M. peroneus posterior eine Abspaltung des M. peroneus anterior ist, wie es die Verhältnisse bei *Trionyx* und *Chamaeleo* deutlich zeigen. Ob das Verhalten dieser vier untersuchten *Lacertilia* mit nur einem M. peroneus sekundärer Natur ist, läßt sich bei anatomischer oder funktioneller Betrachtung des in Frage kommenden Muskels kaum entscheiden. Unter den *Lacertilia* gleichen sich *Varanus* und *Tupinambis* ganz in der Ausbildung der Mm. peronei. Die Funktion des M. peroneus ant. ist hier die Hebung des lateralen Fußrandes und Pronation im Intertarsalgelenk, antagonistisch zum M. tibialis ant.; die des M. peroneus post., neben einer Auswärtsdrehung des Fußes auch eine plantare Flexion. Diese wird durch das Lig. laciniatum, welches größtenteils aus der Sehne des M. peroneus post. hervorgeht, bewirkt. Besonders deutlich wird

die plantare Flexion bei *Uromastix*, wo der M. peroneus post. ein Übergewicht über den M. peroneus anterior gewinnt. Bei *Physignathus* wird derselbe Effekt dadurch erzielt, daß der M. peroneus posterior fast ganz auf die Beugeseite gewandert ist. *Amphibolurus* steht diesbezüglich in der Mitte. Bei den *Agamidae* und *Iguana*, wo ein Teil der Insertionssehne des M. peroneus ant. in die Strecksehne der 5. Zehe übergeht, wirkt er als Extensor für diese. Bei den *Lacertilia* mit nur einem M. peroneus beschränkt sich die Funktion auf die des M. peroneus ant. der übrigen: Hebung des lateralen Fußrandes und geringe Pronation des Fußes. Bei *Chamaeleo* verhalten sich die Mm. peronei ganz anders als bei den *Lacertilia*. Der ganze Komplex ist auf die Vorderseite des Unterschenkels gewandert. Außerdem ist der M. peroneus posterior mit seinem Ursprung bedeutend distalwärts gerückt, während der M. peroneus anterior innige Beziehungen zum M. extens. long. digit. aufweist. Die Pronation des Fußes ist durch die Lage der Mm. peronei bei *Chamaeleo* sehr wirksam. Bei *Crocodylus* verhalten sich die Mm. peronei gerade umgekehrt wie bei *Uromastix*. Gegenüber dem mächtigen, breit ansetzenden M. peroneus ant., ist der M. peroneus post. sehr schmal und schwach. Interessant ist, daß der M. peroneus posterior in unmittelbarer Fortsetzung der Sehne des M. ambiens entspringt. Der einzige M. peroneus bei *Sphenodon* und den untersuchten Schildkröten ist unschwer als dem M. peroneus anterior der *Sauria* homolog zu erkennen. Ein bei *Trionyx* auftretender kleiner Muskel kann als Anlage eines M. peroneus post. angesehen werden. Bei *Chelonia* ist der M. peroneus rudimentär. Auch in der Innervation kommt die Homologie des M. peroneus ant. der *Sauria* mit dem einzigen M. peroneus von *Sphenodon* und den Schildkröten zum Ausdruck. Denn beide werden vom N. peroneus innerviert. Auch wenn bei den *Sauria* nur ein M. peroneus vorhanden ist, wird er vom N. peroneus versorgt. Dies würde dafür sprechen, daß das Auftreten nur eines M. peroneus bei den *Sauria* ursprünglich und nicht etwas Sekundäres ist. Denn überall, wo ein M. peroneus posterior bei den *Sauria* auftritt, wird er vom N. tibialis lateralis, bei *Crocodylus* durch den N. tibialis medialis innerviert.

## 25. M. extensor hallucis proprius

Der Name dieses Muskels wird seiner Funktion nicht ganz gerecht. Denn neben einer Streckung der 1. Zehe abduziert er diese auch

etwas. Außerdem bewirkt er eine Supination des Fußes. Bei *Tupinambis*, den *Agamidae* und *Iguana* spaltet sich der Muskel in zwei Bäuche, bei den übrigen *Lacertilia* bleibt er einheitlich. Bei *Chamaeleo* ist er sehr kräftig und besteht aus vier Portionen. Seine Funktion ist hier fast nur eine Supination des Greiffußes. Bei *Sphenodon* sind der Abductor und der Extensor der 1. Zehe, neben dem eigentlichen M. extens. hall. propr., zwei kleine selbständige Muskeln. Bei den Schildkröten ist eine isolierte Bewegung der 1. Zehe nur in sehr beschränktem Ausmaß möglich.

## 26. M. flexor digitorum communis sublimis

Der Muskel bildet die unmittelbare Fortsetzung des C. ext. des M. gastrocnemius, wodurch dieses zu einem Beuger der Zehen wird. Bei den *Sauria* besteht er mit Ausnahme von *Trachysaurus* aus drei Portionen für die 1. bis 3. Zehe. Die Sehnenverhältnisse sind bei den *Lacertilia* sehr kompliziert und wechselnd. Bei *Physignathus* ist der Muskel zu einer dünnen Faserplatte reduziert. Die Sehnen setzen weit proximal an den Zehen an, wodurch ihre Wirksamkeit bei der Zehenbeugung geschwächt wird.

Ganz abweichend ist der Muskel wieder bei *Chamaeleo* gestaltet. Da ein Ursprung von der Sehne des C. externum gastrocnemii nicht möglich ist, verlegt er diesen auf die plantare Fläche des Metatarsus I. Durch seine Insertion wird er zu einem Beuger der 3. bis 5. Zehe. Es ist fraglich, ob dieser Muskel von *Chamaeleo* überhaupt mit dem M. flex. digit. comm. subl. der *Lacertilia* homologisiert werden darf. Die Innervation durch den N. tibialis lateralis spricht als einziges dafür. *Sphenodon* unterscheidet sich den von *Lacertilia* nur dadurch, daß der Muskel noch eine 4. Portion für die 4. Zehe besitzt.

## 27. und 28. M. adductor digiti V und M. flexor digiti V

Die Funktion dieser beiden winzigen Muskeln ist durch ihre Namen klar ausgedrückt. Sie sind nur für die 5. Zehe bestimmt. Bei *Iguana* ist der M. flexor digiti V durch seine weiter proximal erfolgende Insertion eigentlich nur ein Flexor metatarsi V. Dem M. adductor digiti V der *Lacertilia* entspricht bei *Chamaeleo* ein Muskel, den Mivart (1870) Flexor brevis minimi digiti nennt und der vom Plantarbein zur Grundphalanx der 5. Zehe zieht.

## 29. Mm. lumbricales

Die kleinen Muskeln stehen in engster Beziehung zur Sehnenplatte des M. flex. long. digit. Bei *Sphenodon* und den *Lacertilia* sind meist drei vorhanden. Bei *Physignathus* fehlt der M. lumbricalis zwischen der 1. und 2. Zehe, der auch bei den übrigen, mit Ausnahme von *Varanus* und *Iguana*, nur aus einem dorsalen Bauch besteht. Die anderen beiden Mm. lumbricales weisen dagegen einen dorsalen und ventralen Bauch auf. Es besteht also bei den *Lacertilia* eine Tendenz zur Reduzierung des M. lumbricalis für die 2. Zehe. Dagegen konnte ich bei *Heloderma* nicht nur zwei Bäuche des Muskels für die 2. Zehe, sondern noch einen winzigen vierten M. lumbricalis finden, der sogar an der 1. Zehe inserierte. Die Insertionssehnen der Mm. lumbricales zeigen bei den *Lacertilia* ein sehr wechselndes Verhalten. Abweichend ist auch das Verhalten der vier Mm. lumbricales bei *Chamaeleo*.

## 30. M. adductor digitorum communis

Bei den meisten *Lacertilia* besteht der Muskel aus drei Portionen. Sie wirken antagonistisch zu den Mm. lumbricales. *Tupinambis* und *Iguana* zeigen vier Portionen, wobei auch die 4. Zehe mit einer solchen bedacht wird. Bei *Physignathus* ist der Muskel wieder reduziert und besteht nur aus zwei Portionen für die 4. Zehe. Die Insertion kann größeren Schwankungen unterworfen sein. Bei den Mm. adduct. digiti secundi et tertii bei *Chamaeleo* ist die Homologie mit dem M. adduct. digit. comm. der *Lacertilia* entschieden zu verneinen, da sie durch den N. peroneus innerviert werden und auch ihrer Lage nach eher der dorsalen Fußmuskulatur zuzurechnen sind. Es besteht auch kaum eine funktionelle Ähnlichkeit zu den *Lacertilia*. *Sphenodon* unterscheidet sich von den meisten *Lacertilia* nur dadurch, daß der M. adduct. digit. comm. mit zwei Portionen an der 2., dagegen mit keiner an der 3. Zehe inseriert.

## 31. M. flexor hallucis

Dieser kleine Muskel ist der Antagonist zum M. extens. hall. propr. brevis. Bei *Sphenodon* und den *Lacertilia* ergeben sich kaum Unterschiede. Im Gegensatz zu den Mm. adduct. digit. secundi et tertii ist der M. flexor hallucis bei *Chamaeleo* wohl als dem entsprechenden Muskel der *Lacertilia* homolog anzusehen. Topographie, Innervation und auch Funktion sprechen dafür.



## 32. Mm. interossei plantares

Die *Lacertilia* und *Sphenodon* besitzen vier plantare Mm. interossei. Die einzelnen Muskeln können bei den ersteren auch in zwei Portionen gespalten sein. Besonders groß und selbständig ist jener zwischen 4. und 5. Zehe, dessen Ursprung auch wechselt. Seine besondere Verbreiterung bei *Physignathus* spricht ebenso wie die Reduktion einiger Fußmuskeln für die Ruderfunktion der Extremität. Durch ihre Funktion unterstützen die Mm. interossei plant. den M. adduct. digit. comm. *Chamaeleo* besitzt drei Mm. interossei, die, nach ihrer Innervation zu schließen, den Mm. interossei dorsales der *Lacertilia* entsprechen.

## 33. M. extensor digitorum communis brevis

Der Muskel streckt die 2. bis 4. Zehe bei den *Lacertilia* mit je zwei Portionen, wobei ihre Stärke der Zehenlänge entspricht. Die Unterschiede innerhalb der *Lacertilia* sind unbedeutend. Bei *Chamaeleo* finden sich 5 unvollkommen zu trennende Portionen dieses Muskels, welche über die dorsalen Zehen verlaufen. Außerdem besitzt es noch fünf kleine Mm. extensores metatarsorum, welche den *Lacertilia* fehlen.

34. und 35. M. extensor digiti minimi proprius  
und M. tarsometatarsalis

Der M. extens. digit. min. propr. besteht aus zwei, mehr oder weniger selbständigen Portionen. Von diesen drei winzigen Muskeln also, welche nur bei den größeren Formen wirklich gut darzustellen sind, ist einer Strecker des V. Metatarsus (M. tarsometatarsalis), ein zweiter Strecker der 5. Zehe und der dritte Adductor dieser Zehe. Bei *Chamaeleo* fehlen entsprechende Muskeln, bei *Sphenodon* ist es nur ein Muskel, der den drei kleinen bei den *Lacertilia* entspricht.

## 36. Mm. interossei dorsales

Bei den *Lacertilia* sind mit Ausnahme von *Lacerta* drei Mm. interossei dorsales vorhanden. Oft sind sie fast nur sehnig ausgebildet. Durch ihre Insertion wirken sie antagonistisch zu den Mm. interossei plantares, indem sie die Zehen tibialwärts biegen.

## B. Nerven

Es wird hier von einer Vergleichung der Plexusverhältnisse abgesehen, da eine solche aus den oben erwähnten Gründen zwecklos wäre. Dagegen soll das Verhalten der aus dem Plexus abgehenden Hauptnerven in der Extremität bei den untersuchten Formen verglichen werden. Diese Nerven können bei der Präparation nur von distal her durch ihr weitgehend einheitliches Innervationsschema in der Extremität homologisiert werden. Ihr Ursprung und die Zusammensetzung ihrer Fasern ist dagegen, wie aus den Abbildungen zu ersehen ist (Abb. 19–22), sehr variabel. Es sind wohl im allgemeinen bestimmte Nervenfasern an bestimmte Nervenstämme gebunden, aber diese Beziehung ist keine unabänderliche und ein für allemal gegebene.

Bei den *Sauria* ist es meist der N. obturatorius anterior, welcher sich von cranial als erster Hauptnerv vom Plexus löst. Durch seinen Durchtritt durch das Foramen obturatorium ist er am sichersten zu homologisieren. Im typischen Falle innerviert er bei den *Sauria* die Mm. pub-isch.-fem. ext. (Nr. 2) und pubi-tib. (Nr. 8) ganz, die Mm. pub-isch-tib. (Nr. 4) und ischio-fem. (Nr. 7) zum Teil. *Sphenodon* unterscheidet sich davon nur dadurch, daß der M. pubi-tib. nur zum Teil vom N. obturatorius ant. innerviert wird. Bei *Tupinambis*, *Lacerta*, *Gecko* und *Trachysaurus* verliert der N. obturatorius ant. den M. pubi-tib. an den N. femoralis, bei *Heloderma* und *Chamaeleo* innerviert er die Mm. pub-isch.-tib. und ischio-fem. nicht, wie sonst mit dem N. obturatorius posterior zusammen, sondern allein; bei *Lacerta* und *Gecko* nur den M. ischio-fem. allein. Bei *Crocodylus* und den Schildkröten gehören, mit Ausnahme von *Testudo*, auch Teile des M. flex. tib. int. (Nr. 5) zum Innervationsgebiet des N. obturatorius ant. Auffallend ist, daß der N. obturatorius ant. bei *Crocodylus porosus* und den untersuchten Schildkröten caudal vom N. femoralis den Plexus verläßt und daß unter den *Sauria* auch *Gecko*, *Trachysaurus* und *Lacerta* dieses Verhalten zeigen. Es kann somit für letztere als ein ursprüngliches Merkmal gewertet werden.

Der N. femoralis innerviert bei den *Sauria* im typischen Falle die Mm. ambiens, extensor ilio-tib. und femoro-tib. (Nr. 9–11), auch so deren enge Zusammengehörigkeit beweisend, und den M. ilio-femoralis (Nr. 13) zum Teil. Bei *Sphenodon* innerviert er den M. extens. ilio-tib. nur zum Teil, aber auch den M. pubi-tib. (Nr. 8) teilweise, der bei *Tupinambis*, *Lacerta*, *Gecko* und *Trachysaurus* ganz

vom N. femoralis innerviert wird. Bei *Varanus* und den *Agamidae* innerviert der N. femoralis noch den III. Teil des M. pub-isch.-fem. int. (Nr. 1). Ursprünglich werden bei den Schildkröten und bei *Crocodylus* nur die Mm. ambiens, extens. ilio-tib. und femoro-tib. durch den N. femoralis versorgt, bei *Chelonia* und *Trionyx* auch Teile des M. pub-isch.-fem. int.

Im Plexus sacralis ist das Verhalten der Nn. peroneus, ischiadicus mit seinen Ästen und obturatorius posterior zu vergleichen. Der N. peroneus ist bei den meisten Formen schon proximal im Plexus selbständig. Bei *Varanus* spaltet er sich jedoch erst im proximalen Oberschenkel, bei *Uromastix* und *Iguana* erst in der Mitte und bei *Chamaeleo* gar erst in der Kniekehle vom N. ischiadicus ab. Bei *Uromastix* und *Iguana* bildet er dabei einen gemeinsamen N. peroneotibialis, der die Fasern des N. tibialis lateralis mit beinhaltet. Bei den meisten *Sauria* innerviert der N. peroneus am Oberschenkel den M. ilio-fibularis (Nr. 12) und den M. ilio-femoralis (Nr. 13) zum Teil; bei *Gecko* nur den M. ilio-fem., bei *Varanus* und *Iguana* nur den M. ilio-fib. Am Unterschenkel ist das Verhalten des N. peroneus bei den *Sauria* sehr einheitlich. Lediglich bei *Tupinambis* wird der M. extens. long. digit., bei *Lacerta* und *Gecko* der M. extens. hall. propr. nicht wie sonst vom N. peroneus innerviert. *Sphenodon* und die Schildkröten unterscheiden sich von den *Sauria* nur insoweit, als bei ersteren der N. peroneus am Oberschenkel auch noch den M. extens. ilio-tib. (Nr. 10) zum Teil innerviert, bei *Trionyx* der M. ilio-fem. nur teilweise vom N. peroneus versorgt wird. Bei *Crocodylus* innerviert er am Oberschenkel den M. ilio-fib., am Unterschenkel dieselben Muskeln wie bei den *Sauria*. Bevor sich der N. ischiadicus in seine Äste teilt, sendet er bei *Varanus*, *Iguana*, den *Agamidae* und *Chamaeleo* einen Ramus muscul. in den M. ilio-fem., bei den beiden letzteren auch in den M. ilio-fib. Der N. tibialis medialis versorgt bei allen *Sauria* fast dieselben Muskeln. Nur bei *Lacerta* und *Gecko* versorgt er an Stelle des N. peroneus den M. extens. hall. propr. (Nr. 25). Bei *Heloderma* und *Tupinambis* innerviert er auch den M. extens. long. digit. (Nr. 21) und den M. tibialis ant. (Nr. 22) zum Teil. *Sphenodon* und die Schildkröten unterscheiden sich im Verhalten des N. tibialis medialis kaum von den *Sauria*, bei *Crocodylus* versorgt er aber den M. peroneus posterior (Nr. 24). Der N. tibialis lateralis unterscheidet sich nur bei *Tupinambis nigropunctatus*, *Lacerta* und *Gecko* von den übrigen, wo er auch den M. ilio-fib. (Nr. 12) versorgt. Sonst finden sich kaum Unterschiede.

Der N. obturatorius posterior, der schon oft beim Ursprung aus zwei Ästen besteht, kann dank seinem konservativen Verhalten überall leicht homologisiert werden. Es besteht eine Konkurrenz um das Endgebiet zwischen ihm und dem N. obturatorius anterior. Während er bei *Lacerta* und *Gecko* nur seinen Anteil an der Innervation des M. ischio-fem. (Nr. 7) verliert, geht ihm bei *Heloderma* und *Chamaeleo* dieser auch für den M. pub-isch.-tib. (Nr. 4) an den N. obturatorius anterior verloren. *Sphenodon* stimmt im Verhalten des N. obturatorius post. völlig mit der Mehrzahl der *Sauria* überein. Bei *Crocodylus* und den Schildkröten geht der Verlust noch weiter, indem auch Teile des M. flex. tib. int. und ext. (Nr. 5, 6) vom N. obturatorius anterior innerviert werden. Nimmt man die Schildkröten als Anfang dieser Reihe, so wäre dies, wie schon oft im Rahmen dieser Untersuchung, ein ursprünglicher Zug bei *Gecko*, *Heloderma* und *Chamaeleo*. Für *Sphenodon* wäre es ein Merkmal mehr, welches ihre hohe Spezialisierung als Reliktform einer gewiß phylogenetisch alten Gruppe zeigt.

### Ergebnisse

1. Abschließend kann gesagt werden, daß die Becken- und Hinterextremitätenmuskulatur der *Sauria* in überraschend geringer Weise, trotz verschiedenster funktioneller Beanspruchung, den allgemeinen Bauplan verläßt. Der Vergleich der im einzelnen festgestellten Verhältnisse zeigt, daß diese Muskulatur, abgesehen von Details, bei laufenden, schwimmenden, kletternden oder wühlenden *Lacertilia* kaum größere Unterschiede erkennen läßt. Eine Ausnahme bildet *Chamaeleo*, dessen distale Teile der Extremität freilich eine große Umgestaltung erfahren haben; trotzdem unterscheidet sich die Becken- und Oberschenkelmuskulatur kaum mehr, als sonst bei den *Lacertilia* üblich, von diesen. Es zeigen also Muskelgruppen mit großer topographischer Ähnlichkeit verschiedenen funktionellen Gesamteffekt.

2. Lediglich der M. caudi-femoralis reagiert bei den untersuchten *Sauria* subtil auf die Art der Fortbewegung. Es scheint mir dies ein Beweis dafür zu sein, daß bei den *Lacertilia* der Hinterextremität nicht diese Rolle bei der Lokomotion zukommt, wie dem Schwanz. Die Ausbildung der Schwanzregion ist entscheidend für die Art der Fortbewegung. In diesem Sinne lassen sich bei den untersuchten *Sauria* zwei Gruppen unterscheiden. Auf der einen Seite sind es



*Varanus*, *Tupinambis*, *Iguana* und die *Agamidae*, alle mit einem mächtigen, langen Schwanz, die untereinander weitgehende Ähnlichkeiten aufweisen. Ihnen stehen *Gecko*, *Heloderma*, *Trachysaurus* und *Chamaeleo* gegenüber, welche eine mehr oder weniger reduzierte Schwanzregion besitzen und auch sonst in vielem übereinstimmen. *Lacerta* nimmt eine Mittelstellung ein.

3. Bei den Schildkröten drückt sich dagegen die verschiedene funktionelle Beanspruchung der Hinterextremität bei Land- und Wasserformen viel deutlicher aus, weil hier dem Schwanz keinerlei Bedeutung für die Lokomotion zukommt. Freilich mag auch die systematische Kluft zwischen den Schildkröten am Lande und im Meer tiefer sein, als die unter den *Sauria*.

4. Die Verhältnisse der untersuchten Muskulatur ermöglichen es auch, zur Lösung phylogenetischer Fragen beizutragen. So zum Beispiel das Verhalten des M. peroneus oder der Nn. obturatorius anterior und posterior. Die Schildkröten stehen zweifellos der Wurzel der Reptilien am nächsten, eine Ansicht, die fast von allen Autoren geteilt wird. Unter ihnen ist die besondere Stellung der *Trionychidae* bemerkenswert, welche Anklänge an die *Sauria* zeigen. *Sphenodon*, als Relikt einer phylogenetisch alten Gruppe, ist vom Standpunkt dieser Untersuchung ebenso spezialisiert, wie die langschwänzige Gruppe unter den *Lacertilia*. Es mag dies auch ein Zeichen für die Ursprünglichkeit dieser sein. Diese weitgehende Ähnlichkeit über einen weiten systematischen Raum hinweg, ist in diesem Falle durch die gleiche Art der funktionellen Beanspruchung des Lokomotionsapparates zu erklären. Die zweite Gruppe (*Gecko*, *Heloderma*, *Trachysaurus* und *Chamaeleo*) hat den Charakter einer Spezialisationskreuzung. Neben zahlreichen ursprünglichen Merkmalen weisen sie solche hoher Spezialisierung auf, oft in verblüffender Übereinstimmung.

5. Zur Homologie der untersuchten Muskulatur ist zu sagen, daß diese im allgemeinen bei den *Sauria* überall sicher feststellbar war. Nur bei *Chamaeleo* ist die Homologie des M. flex. digit. comm. subl. (Nr. 26) mit dem entsprechenden Muskel der *Lacertilia* fraglich, die der Mm. adduct. digit. secundi et tertii mit dem M. adduct. digit. comm. (Nr. 30) der *Lacertilia* entschieden zu verneinen. Beim Komplex der Mm. flex. tib. int. et ext. (Nr. 5, 6) waren die Homologa der drei Teile dieser Muskelgruppe der *Sauria* bei *Crocodilus porosus* und den Schildkröten nicht zu finden. Auch war die Deutung eines

Muskelbündels bei *Crocodilus porosus*, das vielleicht ein Rest des M. pubi-tib. (Nr. 8) ist, unsicher. Die Schwanzmuskulatur der Schildkröten ist, mit Ausnahme des M. caud-ilio-femoralis (Nr. 15), nicht mit der der *Sauria* und der von *Crocodilus* zu homologisieren. Auch fehlt dem M. extensor hallucis (bei Nr. 21) und dem Caput ischiadicum des M. extensor cruris der *Trionychidae* ein Homologon bei den anderen untersuchten Formen.

6. Die Untersuchung des Plexus lumbosacralis dieser Tiere brachte das Ergebnis, daß dieser sehr variabel ist. Nicht etwa nur von Species zu Species, sondern auch von Individuum zu Individuum einer Art, ja sogar auch auf beiden Seiten eines Individuums. Die Lage des Sacralnerven und die Zahl der im Plexus vereinigten Nervenstämme schwankt ebenso, wie der Ursprung und die Zusammensetzung der aus dem Plexus hervorgehenden Hauptnerven. Die Innervation in der Extremität, besonders im distalen Teil, zeigt dagegen große Einheitlichkeit.

### Schrifttum

#### a) Zeitschriften

- Gadow, H.: Beiträge zur Myologie der hinteren Extremität der Reptilien. Morphol. Jahrb. **7** (1882) 329–466.
- Günther, A.: Contribution to the anatomy of Hatteria. Philosoph. Transact., London 1867.
- Hoffmann, C. K.: Beiträge zur Kenntnis des Beckens bei Amphibien und Reptilien. Niederl. Archiv f. Zoologie, **3** (1876), 143–194.
- Mivart, St. G.: On the Myology of Chamaeleo Parsonis. Proceedings of the Zoological Society of London (1870) 861–890.
- Notes on the Myology of Iguana tuberc., Ibidem.
- Osawa, G.: Beiträge zur Anatomie von Hatteria punctata. Archiv f. mikroskop. Anatomie und Entwicklungsgeschichte, **51** (1898) 548–675.
- Perrin, A.: Recherches sur l'Hatteria punctata. Annales d. Sciences Naturelles, **20** (1895) 33–102.
- Rabl, C.: Über die Muskeln und Nerven der Extremitäten von Iguana tuberc. Gray. Anatomische Hefte, **53** (1915–1916) 683–789.
- Sanders, M.: Notes on the Myology of Platydictylus japonicus. Proceedings of the Zoological Society of London (1870) 413–426.
- Sieglbauer, F.: Zur Anatomie der Schildkrötenextremitäten, Archiv f. Anatomie u. Entwicklungsgesch. Leipzig 1909, 230–280.

#### b) Monographien

- Fürbringer, M.: Die Knochen und Muskeln der Extremitäten bei den schlangenhähnlichen Sauriern, Leipzig 1870.
- Gorski, C.: Über das Becken der Saurier, Mitau und Leipzig 1852.

Ribbing, L.: Muskeln und Nerven der Extremitäten in Bolk-Göppert-Lubosch-Kallius, Hdb. d. vgl. Anatomie der Wirbeltiere, Berlin und Wien 1938, 5, 605—656.

Schima, M.: Über Bau und funktionelle Bedeutung der Caudi femoralis Muskulatur der Reptilien, unveröffentlichte Diss. Zoolog. Inst. Wien 1928.

Dr. Wolfgang Kriegler,  
St. Paul im Lavanttal 86,  
Kärnten — Österreich

## **Das Zusammenwirken von Milzkapsel und Trabekeln im Sinne eines funktionellen Systems<sup>1, 2</sup>**

Von

**K. Arnet**

Mit 7 Abbildungen

(Eingegangen am 9. Mai 1960)

### **Einleitung**

In der vorliegenden Untersuchung wird vor allem die mechanische Funktion der Milz berücksichtigt. Hier ist in erster Linie an die Depotfunktion zu denken, die zwar beim Menschen nur in geringem Maße ausgeprägt ist, aber um so größere Bedeutung bei einigen Säugern besitzt. Wenn die Milz in Abhängigkeit von der Blutmenge mehr oder weniger große Volumenänderungen durchmachen kann, so steht dabei das Problem der Erhaltung der Form und der funktionellen Struktur im Vordergrund. Es bedarf keiner Erklärung, daß hierbei das System von Milzkapsel und Trabekeln eine entscheidende Rolle spielt.

Milzkapsel und Trabekel sind von einer ganzen Reihe von Autoren in verschiedener Richtung untersucht worden. Eine vollständige Literaturangabe findet sich bei v. Herrath (1958). Es seien hier einige auf unser Thema Bezug nehmende Arbeiten erwähnt: Reißner (1929) geht auf die von Barcroft (1926) untersuchten Volumenschwankungen ein und versucht, ähnlich wie in der vorliegenden Untersuchung, deren morphologisches Substrat zu analysieren. Er

---

<sup>1</sup> Ich danke Herrn Prof. Niessing für die Arbeitsmöglichkeiten in seinem Institut und für die Leitung der Forschungsaufgabe.

<sup>2</sup> Diese Untersuchung wurde ermöglicht durch Gewährung eines Stipendiums von seiten des Deutschen Akademischen Austauschdienstes und durch Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.



schließt, daß die Milz auf Grund der Volumenschwankungen eine Kapsel besitzen muß, in welcher sich sowohl glatte Muskulatur als auch elastische Fasern vorfinden, die ersteren, um eine aktive Verkleinerung des Organs herbeizuführen, die letzteren, um die Kapsel dehnungsfähig zu machen. Seine Fragestellung ist der unseren ähnlich, weil er das Trabekelwerk als „geordnetes System“ untersucht. Bei ihm finden sich die diesbezüglichen Literaturangaben und ihre Besprechung, insbesondere die der Arbeit von A. Hartmann (1929). Reißner hat die Milzen von Pferd, Rind, Schwein, Schaf, Ziege, Hund, Katze, Meerschweinchen, Maus und Ratte untersucht. Er hat neben der üblichen histologischen Technik vor allem eine Methode angewandt, die von A. Hartmann (1929) schon benutzt wurde: Das Einlegen kleiner Organstücke in Schalen mit Wasser, das eine Anzahl von Kaulquappen enthielt. Die Kaulquappen fressen die Milzpulpa auf und lassen Kapsel und Trabekel übrig. Auf Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden. Wir verweisen auf die entsprechenden Bilder und Angaben in obengenannter Arbeit. Es seien hier nur einige für die Gesamtvorstellung des Trabekelsystems wichtige Angaben hervorgehoben. Bei dem Trabekelsystem des Rindes ziehen die Balken senkrecht zur Oberfläche empor. Die stärksten Balken gehen vom Hilus aus. In der Rindermilzkapsel unterscheidet Reißner vier Schichten: Unter der Serosa liegt eine Schicht kollagenen Bindegewebes mit eingeschlossenen Gefäßen. Es folgen drei weitere Schichten nach innen, in denen die glatte Muskulatur vorherrscht. Die mittlere dieser drei Schichten ist die dickste; sie geht in die Muskulatur der Balken über. Bei der Pferd milz sind die elastischen Fasern nicht wie beim Rind in Form grober Netze vorhanden, sondern sehr fein verteilt. Die Milz vom Schwein zeigt sehr ähnliche Verhältnisse wie die des Rindes. In der Kapsel kann man zwei Schichten unterscheiden. In der äußeren überwiegt das Bindegewebe, in der inneren die Muskulatur. Die Milzkapseln von Schaf und Ziege stimmen weitgehend überein und erinnern an die Verhältnisse beim Rind. Wenn man die Abbildungen von Reißner sieht, ist man erstaunt, daß er eine trajektorielle Verspannung ablehnt. Er gibt an, daß bei allen Untersuchungsobjekten die Muskelzellen der Balken parallel zu deren Längsrichtung angeordnet sind. Hier irrt Reißner mit Sicherheit. Die Muskelzüge nehmen nach unseren Beobachtungen einen schraubigen Verlauf. Bei Hund und Katze lassen sich in der Kapsel keine deutlichen Schichten nachweisen.

Obwohl aus der Schichtdicke der Kapsel und der Trabekeldicke nur wenig Schlüsse gezogen werden können, seien ihre Werte im folgenden nach den Angaben von Reißner zusammengestellt:

Tier	Kapseldicke mm	Trabekeldurchmesser mm
Rind .....	0,4	0,1—0,8
Pferd .....	0,3—0,5	0,1—0,6
Schwein .....	0,1—0,2	0,1—0,4
Schaf und Ziege .....	0,2—0,3	0,1—0,4
Hund (sehr groß, ausgewachsen) .....	0,1—0,15	0,1—0,5
Katze .....	0,02—0,04	0,02—0,04

Wie wenig die von Reißner erhobenen Befunde den wirklichen Verhältnissen gerecht werden, geht aus folgender Angabe hervor: „... Zwar lassen sich geordnete Strukturen im Sinne trajektorieller Verspannungszüge bei keiner der von mir untersuchten Milzen auch nur annäherungsweise feststellen, doch ist eine gewisse Regelmäßigkeit unverkennbar ...“

Unsere Befunde beweisen, daß ausgesprochen funktionelle Strukturen im Sinne eines funktionellen Systems mit Sicherheit vorhanden sind. Andererseits kann man Reißner zustimmen, wenn er betont, daß der Nachweis von kontraktilem und elastischem Gewebe nicht genügt, um die Bewegungsvorgänge zu verstehen, sondern daß hierfür die Zusammenhänge aller vorhandenen Strukturen berücksichtigt werden müssen.

Von den meisten Autoren, die sich mit unserem Objekt befaßt haben, liegen nur wenige Befunde zum Strukturproblem der Milzkapsel vor. Das Massenverhältnis der histologischen Bestandteile steht mehr im Vordergrund als die Verknüpfungen der Gewebsbestandteile.

Costa und Mariotti (1931) zeigen, daß die Kapsel der Katze mehr kollagene Fasern enthält als beim Hund. Porsio (1932) stellte fest, daß die Milzkapsel des Hundes mehr elastische Elemente und auch Muskeln enthält als die des Menschen und der Katze. Tehwer und Grahame (1931) haben durchschnittlich 500 Trabekelabgangstellen je Quadratzentimeter bei Hund und Katze gefunden. Es liegt hier also eine besonders starke Untergliederung vor, die man sonst nicht findet. Nach den Befunden von Tehwer und Grahame

und v. Herrath (1935) liegen beim Schwein folgende Verhältnisse vor, die wir an unserem Material bestätigen können: Die Kapsel selbst besteht aus einer äußeren Schicht, die keine Ausläufer in das Innere entsendet, und einer inneren Schicht, aus welcher Muskelzüge in das Innere des Organs abstrahlen, um mit anderen Muskelzügen die Hauptanteile der Trabekel zu bilden. Zwischen den Abgangsstellen der Trabekel überkreuzen sich die austretenden Fasern in regelmäßiger Weise. Das Mengenverhältnis zwischen dem elastischen Material und dem Muskelgewebe soll nach v. Herrath (1935) 30/70 betragen. Tehwer und Grahame zeigen, daß bei den Wiederkäuern und beim Pferd die beiden Kapselschichten nur lose miteinander verbunden sind und leicht getrennt werden können. Besondere Verhältnisse scheinen nach Costa und Mariotti sowie nach H. Hartwig (1949) beim Pferd vorzuliegen: Unter der Serosa befinden sich elastische Netze. Die stark vertretene Muskulatur bildet eine innere und eine äußere Lage. Als Besonderheit entwickelt sich aus der äußeren Kapselschicht, die ausschließlich aus elastischen Fasern besteht, eine dritte Schicht. Diese Schicht erhebt sich über dem Hilus wie ein Dach und umfaßt ihn wie ein elastisches Band, welches ihn auf diese Weise mit seinen Gefäßen und Nerven völlig gegen den Bauchraum abschließt.

H. Hofmann (1949) hat die Struktur der Milzkapsel und ihre funktionelle Bedeutung erklärt, aber das Trabekelsystem nicht berücksichtigt. Das ist jedoch unbedingt erforderlich, da man die Kapsel und das Trabekelsystem als funktionelle Einheit betrachten und untersuchen muß. Man weiß nämlich, daß sich die Muskel- und Bindegewebsfasern der Kapsel in die Trabekel fortsetzen (s. v. Herrath, 1935). Wir haben daher das Kapsel-Trabekelsystem im Zusammenhang untersucht, um seine funktionelle Bedeutung erklären zu können.

### Material und Verarbeitung

Für unsere Untersuchungen standen uns Milzen von Mensch, Kalb, Schaf und Schwein zur Verfügung. Das menschliche Untersuchungsgut konnte erst 2 bis 3 Tage post mortem behandelt werden, was ungünstig für unsere Zwecke war. Jedoch war es uns möglich, das tierische Material spätestens eine halbe Stunde nach dem Tode zu gewinnen und zu behandeln. Vom Marburger Schlachthof wurde das Material in 0,9%iger Kochsalzlösung (30—35 °C) transportiert. Diese Lösung enthielt 3 bis 4 Tropfen Amylnitrat/Liter. Im Laboratorium wurden die Milzen mit 0,9%iger Kochsalzlösung durchspült und mit Formolalkohol fixiert.

a) Von den fixierten Milzen wurden quere und tangential (flache) Paraffinschnitte ( $10\ \mu$ ) angefertigt und mit Hämatoxylin-Eosin, Resorzin-Fuchsin-van-Gieson, Azan und Eisenhämatoxylin gefärbt.

b) Von frischen Milzen wurden 6 bis 8 mm dicke Schnitte hergestellt und unter der Lupe die Pulpa mit Präpariernadeln unter Wasser entfernt und dadurch das Kapsel-Trabekelsystem dargestellt. Anschließend wurde ein Teil des Präparates in 70 %igem Alkohol fixiert, ein anderer Teil nach Hoefke (1955) mit Azan gefärbt, ein dritter Teil nach Semper (Romeis, 1948) verarbeitet.

c) Aus einem Teil der Kapsel — etwa  $5 \times 5\text{ cm}$  — wurden Häutchenpräparate hergestellt.

d) Ein Milzabschnitt wurde mit der Pulpa nach Semper verarbeitet.

e) Eine mit einem Gefrieransatz kombinierte Brotschneidemaschine wurde als Gefriermikrotom benutzt, und damit wurden von einer ganzen Milz etwa 5 bis 6 mm dicke Querschnitte hergestellt, welche mit Azan gefärbt wurden.

Lebendfrische Schweinemilzen wurden im Wasserbad bei etwa  $35^\circ\text{C}$  mit warmer Kochsalzlösung injiziert. Diese Auffüllung dauerte etwa 30 bis 40 min. Es wurde dazu eine Rotandaspritze (nach Jüngling) benutzt. Dabei konnten wir die Form- und Volumenänderungen beobachten. Dann wurden diese starkgefüllten Milzen mit Formolalkohollösung fixiert.

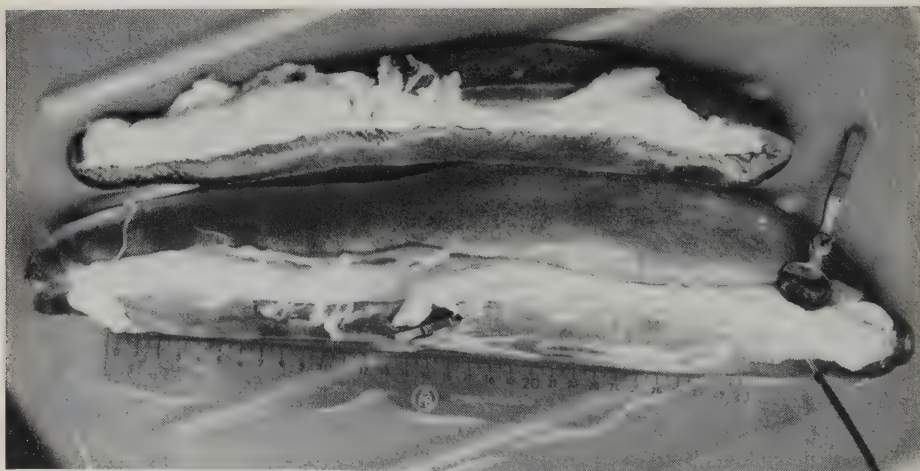


Abb. 1. Zwei Milzen von erwachsenen Schweinen in Aufsicht auf die Facies visceralis. Die obere in unverändertem Zustand, die untere durch Injektion von Kochsalzlösung nach Unterbindung der Venen gestaut. Dabei steigt das Gewicht von etwa 150 g auf 1300 g an. Das Bild soll die Dehnungsfähigkeit der Milz veranschaulichen. Etwa  $\frac{1}{3}$  verkleinert

Eine normale Schweinemilz wiegt ungefähr 125 bis 150 g. Nach der Injektion wog sie 1150 bis 1300 g (Abb. 1). Nach der Fixation wurden die injizierten Milzen genauso verarbeitet, wie unter a) bis



e) angegeben. Die fertigen Präparate wurden unter der Lupe und dem Mikroskop untersucht und mit den normalen Milzen verglichen.

### Die normale Struktur der Milzkapsel und des Trabekelsystems

Die normale Struktur der Milzkapsel und des Trabekelsystems haben vor allem Reißner, Hartmann, Tehwer und Grahame, v. Herrath, Steger, Hartwig, Faller und Hofmann bei verschiedenen Säugetieren untersucht und analysiert. Unsere Befunde bei normalen Milzen von Mensch, Kalb, Schaf und Schwein bestätigen die Befunde dieser Autoren.

In der Gesamtkapsel gibt es drei Schichten:

- a) Serosa (Peritoneum).
- b) Eine zwischen der Serosa und inneren Kapselschicht liegende rein bindegewebige Verbindungsschicht, welche einen wellenförmigen Verlauf zeigt, der durch die Eigenstruktur der gespannten Kollagenfasern bedingt ist.
- c) Die innere Kapselschicht (Bindegewebe und Muskulatur). Darunter verstehen wir die innerste, hier besonders interessierende Kapselschicht, die der Milz anliegt. Wir nennen sie das Stratum fibromusculare.

Bei den einzelnen Tierarten ist das Verhältnis von Muskulatur zum Bindegewebe in der Kapsel und in den Trabekeln verschieden. Dieses Verhältnis ändert sich ebenfalls mit dem Alter bei der gleichen Tierart zugunsten der Muskulatur (l. c.).

Bei normalen Schweinemilzen ist die Gesamtkapsel durchschnittlich  $125\ \mu$  dick und besitzt — außer der Serosa und dem subserösen Bindegewebe, die etwa ein Viertel der Dicke der Gesamtkapsel einnehmen — im Stratum fibromusculare zwei Schichten:

- a) Eine äußere Schicht, die etwa die halbe Gesamtkapseldicke ausmacht. Diese Schicht ist locker gebaut und besteht aus Bindegewebe und glatter Muskulatur.
- b) Eine innere festere Schicht — etwa ein Viertel der Gesamtkapseldicke —, welche vorwiegend Muskulatur besitzt.

### Strukturbeschreibung des Stratum Fibromusculare

Bei allen Untersuchungsobjekten sind in der gesamten Kapsel neben Fibrocyten und glatten Muskelzellen kollagene und elastische Fasern vertreten. Die elastischen Fasern liegen besonders dicht

gepackt in der inneren Schicht des Stratum fibromusculare. Sie umspinnen netzförmig die glatten Muskelzellen, die an ihnen angreifen. Deshalb findet man dort, wo die glatte Muskulatur stark vertreten ist, auch immer reichlich elastische Fasern, z. B. besonders in den Trabekeln.

Die kollagenen Fasern dagegen bilden ein verstellbares Maschengitter, in das das elastisch-muskulöse System eingefügt ist. Wir haben also auch ganz ähnlich, wie z. B. in der Gefäßwand, in der Nierenkapsel (Niessing, 1935) und an anderen Stellen, auch hier ein regulierbares elastisch-muskulöses System und ein passiv beanspruchtes Faserskelett. Es wäre aber völlig abwegig, sich vor-

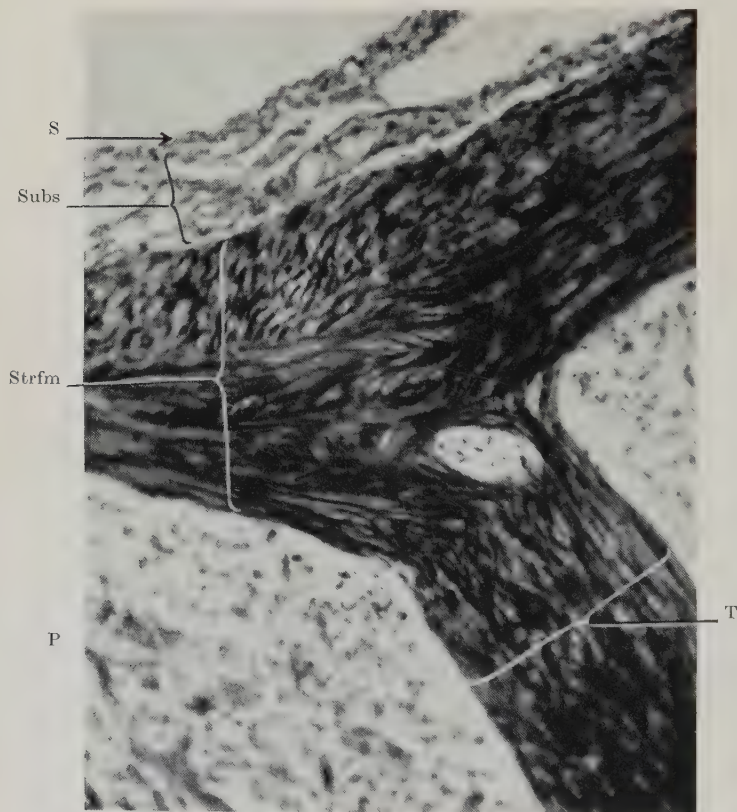


Abb. 2. Schnitt durch die Kapsel mit Eintrittsstelle eines Trabekels in dieselbe (Schweine-  
milz, Formolalkohol fix., Azanfärbung, 525mal vergrößert).

Äußerste Schicht Serosa mit Subserosa (hell), darunter Stratum fibromusculare (dunkel).  
Von rechts unten tritt ein Trabekel in die Kapsel ein. Beachte die sich kreuzenden Faser-  
schichten. Der Schnitt verläuft senkrecht zur Kapseloberfläche

S = Serosa P = Pulpa Strfm = Stratum fibromusculare Subs = Subserosa T = Trabekel

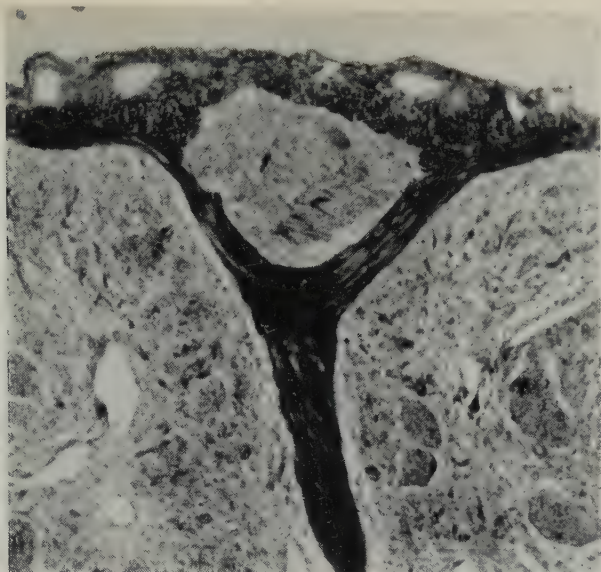


Abb. 3. Dasselbe wie Abb. 2. Vergrößerung 175mal. Der Schnitt soll zeigen, daß die Trabekel sich vor Eintritt in die Kapsel stets aufzweigen, entsprechend dem bogenartigen Übergang der Trabekelfasern in die Kapsel

zustellen, daß die Kapsel eine selbständige Formation wäre, die die Milz nur umhüllt. Sie ist vielmehr eine vom Peritoneum überzogene Tangentialfaserschicht, welche aus den arkadenförmig aufsteigenden Trabekelfasern gebildet wird. Bei allen unseren Untersuchungsobjekten biegen Kollagen- und Muskelfaserbündel, aus den Trabekeln kommend, in die Kapsel ein und setzen sich in dieser fort (Abb. 2 u. 3). Dabei verlaufen sie in den Trabekeln nicht gerade, wie andere Autoren angeben, sondern wickeln sich in Schraubentouren umeinander, so daß man beim Übergang der Trabekel in die Kapsel zahlreiche Überkreuzungen sieht, wie das bei Querschnitten besonders deutlich ist. Die kollagenen Fasern sind bei entspannter Kapsel gewellt. Wenn eine Volumenzunahme der Milz und somit eine Spannung der Kapsel eintritt, entwellen sich die Fasern. Die elastischen Fasern bilden sowohl in der Kapsel als auch in den Trabekeln ein Netzwerk, welches die Muskelzellen umfaßt und miteinander verbindet. Dies kann man durch die Elastikafärbung gut darstellen (Abb. 4).

Die Trabekel besitzen verhältnismäßig mehr Muskulatur als die Kapsel. Der innere Teil eines Trabekels enthält wiederum mehr

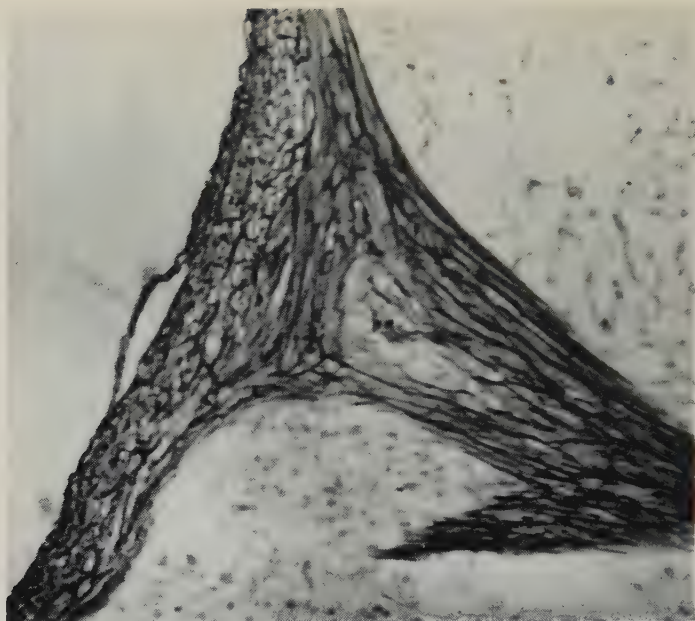


Abb. 4. Querschnitt durch die Milzkapsel und einen in sie eintretenden Trabekel (Schweine-  
milz, Formolalkohol fix., Elastikafärbung, 525mal vergrößert).  
Es handelt sich hierbei um eine gestaute Milz. Dadurch erkennt man die straffe Aus-  
richtung der elastischen Fasern im Trabekel und den Übergang dieser Fasern in das Stratum  
fibromusculare der Kapsel. Der Trabekel ist an seiner Eintrittsstelle verzweigt

Muskelfasern als der periphere Abschnitt, dasselbe gibt Hueck an (1928) (umgekehrt dagegen v. Herrath, 1935).

Im ganzen gesehen, verlaufen die Trabekel zwischen der Facies visceralis und dem Hilus einerseits und der Facies costodiaphragmatica andererseits. Im Raum zwischen diesen beiden Flächen zweigen sie sich auf, um, wie beschrieben, in die Kapsel einzustrahlen. Auf diese Weise bilden die Trabekel im Inneren der Milz ein Maschenwerk mit verschiedenen großen Lücken, durch das die gegenüberliegenden Kapselflächen verspannt werden (Abb. 5). Wir konnten dieses Maschenwerk mit Lupenpräparation durch Entfernung der Pulpa an den Milzen von Schwein, Schaf, Kalb und Mensch darstellen. Beim Schwein (Abb. 5) und Kalb ist das Maschenwerk grob, beim Menschen äußerst zart.

Die in den Trabekeln verlaufenden Bindegewebs- und Muskelfasern setzen sich in der inneren Kapselschicht der gegenüberliegenden Seite fort, indem sie strahlenförmig auseinanderlaufen, um dann wiederum in die benachbarten Trabekelabgangsstellen



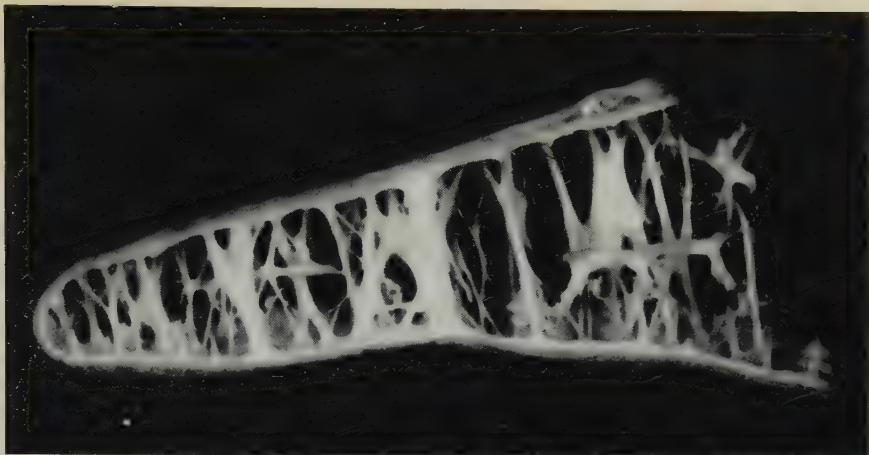


Abb. 5. Kapsel-Trabekelsystem einer Schweinemilz nach Entfernung der Pulpa bei Lupenpräparation unter Wasser. Scheibe von etwa 1,5 cm Dicke. Links: Vorderer Milzrand. Obere Begrenzung: *Facies costodiaphragmatica*. Untere Begrenzung: *Facies visceralis*. Das Präparat zeigt, daß die Trabekel die Milzoberflächen verspannen. An ihrem Übergang in die Kapsel zweigen sie sich auf, ihre Zweige strahlen bügelartig in die Kapsel ein. Diejenigen Trabekel, deren Zweige in das *Pulpareticulum* übergehen, sind nicht zu sehen.  
Etwa 5mal vergrößert

einzutauchen. Hofmann sagt: „... Es zeigt sich, daß stellenweise kollagene Fasern aus allen Richtungen konzentrisch nach einem Punkt zusammenstreben. Im Zentrum sind die Fasern maximal verdichtet und lassen sich nicht weiter verfolgen; sie treten auch nicht in eine andere Schicht über, sondern verlieren sich in einem Faserknoten ...“ Wir haben bei unseren nach Semper verarbeiteten Präparaten und an dicken Schnitten diesen Faserverlauf in den Trabekeln sowie in der Kapsel verfolgen können. Die Faserbögen, die von den Trabekeln einstrahlen, haben einen bestimmten Radius und bilden trajektorielle Arkaden, die im Sinne eines geschlossenen Systems die ganze Milz umfassen. Es muß daher bei Volumenschwankungen der Milz als Ganzes beansprucht werden und ist somit ein funktionelles System im Sinne Benninghoffs.

Die in den Trabekeln dicht gepackt liegenden Muskel- und Bindegewebefasern müssen auf Grund ihres schraubenförmigen Verlaufes beim Übergang in die Kapsel auseinanderweichen. Das läßt sich an Tangentialschnitten (Abb. 6) ebenso deutlich zeigen wie an Häutchenpräparaten. Es entstehen auf diese Weise beim Übergang der Trabekel in die Kapsel Strukturen, die man mit einem Wirbel vergleichen kann oder mit einem Seil, das man an seinem Ende

aufgedreht hat. Es läßt sich feststellen, daß die Trabekel mit mehreren wirbelartigen Ausläufern in die Tangentialfaserschicht der Kapsel einstrahlen. Die Kapsel besitzt etwa 120 bis 150 Trabekelabgänge je Quadratzentimeter.

Die Milzkapsel ist von Faller polarisationsoptisch untersucht worden, und er hat bei menschlichem Material zwei hauptsächliche Verlaufsrichtungen der Kollagenfasern gesehen. Diese Kollagenfaserstrahlen kreuzen sich rautenförmig. Die Längsdiagonalen der

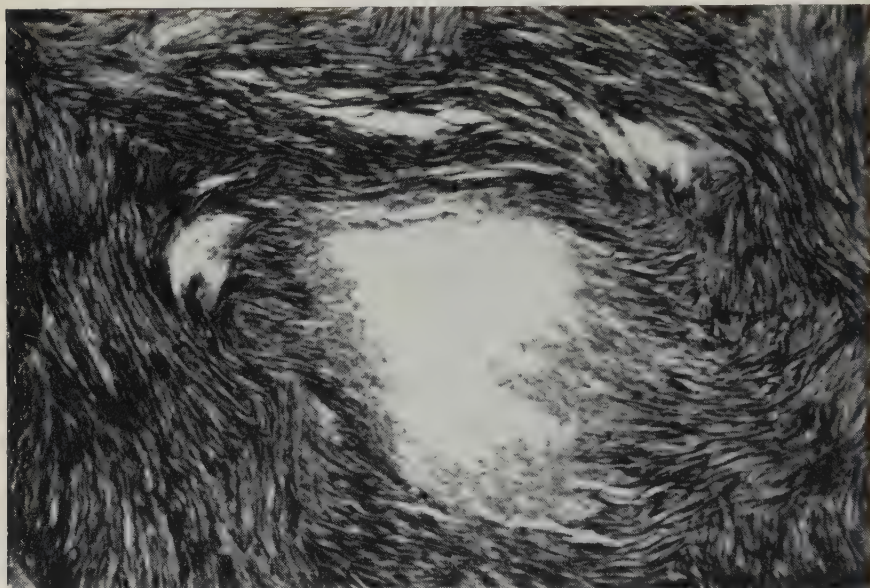


Abb. 6. Tangentialschnitt durch die Kapsel einer Schweinemilz über der Eintrittsstelle eines Trabekels. An den hellen Stellen liegen die Lücken zwischen den Trabekelverzweigungen, durch welche man gewissermaßen in das Innere der Milz schaut. Obwohl die Milz nicht gestaut ist, erkennt man die bündelartigen und auch die wirbelartigen Übergänge der Trabekelfasern in die Kapsel. Letztere treten besonders auf der rechten Seite hervor (Schweinemilz, Formolalkohol fix., Azanfärbung, 170mal vergrößert)

Rauten zeigen die Spaltlinienverlaufsrichtung an (Faller, 1945). Er sagt: „... Die Spaltlinien verlaufen tangential gegen das Hilusfeld. Es scheint, daß der Hilus der Fixpunkt für das sich entfaltende Organ ist. Im übrigen ist der Verlauf der Linien bogenförmig ...“ Beim Schwein nimmt das Hilusfeld an der Facies visceralis ungefähr die Länge des ganzen Organs ein.

Bei den anderen Tieren, die von verschiedenen Autoren untersucht worden sind, ist das Verhältnis zwischen Muskel- und Binde-

gewebe zwar ein anderes, aber das Bauprinzip bleibt dasselbe. Wir haben bei den Milzkapseln und Trabekeln von Schwein, Kalb und Schaf eine weitgehende Übereinstimmung im Aufbau gesehen.

### **Funktionelle Veränderungen im Strukturgefüge der Kapsel und des Trabekelsystems bei Volumenwechsel der Milz**

Bevor die Ergebnisse unserer Untersuchungen besprochen werden, sei klargestellt, unter welchen Bedingungen die Milzvolumenänderungen stattfinden. Normalerweise ist die Größe und das Gewicht der Milz an ihren Blutinhalte gebunden. Außer diesen physiologischen Zuständen kann die Milz in einigen pathologischen Fällen vergrößert sein. Diese pathologischen Fälle bezeichnet man als „Splénomégalie“. Dazu gehören:

1. Akute und chronische Infektionskrankheiten (Malaria, Typhus u. a.).
2. Kreislaufstörungen (Folgen der Lebercirrhose, Stauungsmilz usw.).
3. Störungen des Lipoidhaushaltes, hauptsächlich des Cholesterinstoffwechsels (Niemann-Picksche Krankheit, Morbus Gaucher, sekundäre Lipoidosen u. a.).
4. Blutkrankheiten (Leukämien, thrombopenische Purpura, perniziöse Anämie u. a.).

Eine normale menschliche Milz (100 bis 200 g Gewicht) kann bis zu einem Zehntel der gesamten kreisenden Blutmenge speichern, das sind etwa 500 cm<sup>3</sup>.

Tatsächlich aber kann die Milz bei einigen Krankheiten (z. B. Leukämie) bis etwa 10 kg schwer werden.

Die Milz kann unter pharmakologischen (z. B. Pituitrin, Adrenalin, Ephedrin, Strychnin, Chinin, Histamin u. a.) und physikalischen (Temperatur u. a.) Reizen ihr Volumen verändern. Für dieses Gebiet findet sich eine umfangreiche Literaturangabe bei v. Herrath (1958). Bei unseren Versuchen, bei denen es zunächst auf die Analyse der Anpassungsfähigkeit der Kapselstrukturen bei Formänderungen des Organs ankam, sind ganz frische Schweinemilzen durch Injektion mit Kochsalzlösung gefüllt worden, so daß die Kapsel möglichst stark gedehnt wurde. Wie wir oben dargelegt haben, sind die aufgefüllten Milzen mit denselben Untersuchungsmethoden bearbeitet worden wie die normalen Objekte. Die Ver-

suche konnten, wie oben erwähnt, nur an Schweinemilzen ausgeführt werden.

Die gesamte Kapseldicke der normalen Milz (130 bis 150 g Milzgewicht) beträgt etwa 125 bis 150  $\mu$ . Die gespannte Milzkapsel (1150 bis 1300 g Milzgewicht) dagegen ist zwischen den Trabekelabgangsstellen nur etwa 40 bis 50  $\mu$  dick. Die äußere Schicht der eigentlichen Kapsel hat bei der starkgefüllten Milz in der Dicke weniger abgenommen als die innere Schicht. Da die Muskel- und Kollagenfasern, die diese innere Schicht bilden, sich in die Trabekel fortsetzen, wird die erhöhte Kapselspannung über die Faserarkaden auf die Trabekel übertragen.

Die Fasern, die im entspannten Zustand flachgängig verlaufen, zeigen bei Kapseldehnung einen steileren und mehr gestreckten Verlauf. Diese schon von Faller (1946) erhobenen Befunde können wir bestätigen.

Die gedehnte Kapsel enthält je Quadratzentimeter 50 bis 60 Abgangsstellen, die normale dagegen 100 bis 150. Der Abstand der Trabekelabgänge ist größer geworden, weil die Ursprünge durch die Kapseldehnung mehr auseinanderweichen und die Arkaden flacher werden. In der Kapsel sind alle sich kreuzenden Fasern gespannt und bilden miteinander annähernd rechte Winkel; die Rauten sind jetzt quadratisch geworden, wie wir bei den Häutchenpräparaten festgestellt haben.

### Befundbesprechung

Das Ziel der Untersuchung bestand darin, nicht nur Struktureinheiten der Milzkapsel zu analysieren, sondern ein strukturelles Gesamtbild der Kapsel zu geben. Es kam also weniger darauf an, die verschiedenen Arten der Gewebelemente der Kapsel zu beschreiben, die ja ohnehin schon weitgehend bekannt waren, als vielmehr ihre innere Verknüpfung zu untersuchen.

Die Kapsel konnte deshalb nicht ohne Untersuchung der mit ihr verbundenen Trabekel dargestellt werden.

Als Bauelemente sind neben den Bindegewebszellen elastische und kollagene Fasern sowie glatte Muskelzellen vertreten. In den Trabekeln sind die glatten Muskelzellen mit den elastischen Fasern verbunden und in ein vor allem außen liegendes kollagenes Fasergerüst eingefügt. Dieses Trabekelsystem setzt sich in die innerste Kapselschicht, das Stratum fibromusculare, unmittelbar fort.



In dieses deutlich abgrenzbare Stratum fibromusculare geht das locker gefügte subseröse Bindegewebe des Peritoneums über, in dem besonders deutlich ausgeprägte elastische Netze vorhanden sind.

Schon auf Schnittbildern fällt auf, daß die Faserzüge der Trabekel nicht parallel verlaufen, sondern seilartig gedreht sind. Die Art und Weise der strukturellen Zusammenhänge kann hier nur mit Lupenpräparation analysiert und allenfalls durch Serienschnitte bestätigt und ergänzt werden. Es läßt sich folgendes Gesamtbild der Kapsel entwerfen:

Die Trabekel bilden ein die gegenüberliegenden Flächen der Milz verbindendes trajektorielles Bügelsystem. Die in sich gedrehten Trabekel sind beim Übergang in die Kapsel wirbelartig aufgedreht, ihre Bügel bilden die Tangentialfasern der Kapsel und gehen in gewissen Abständen (s. Text) rückläufig in die seilartig gedrehten Fasern der benachbarten Trabekel über. Diese greifen wiederum in die Kapsel der gegenüberliegenden Seite usw. über. Neben diesen, das ganze Organ durchziehenden Trabekeln gibt es eine zweite Art, nämlich solche Trabekel, die direkt aus der Kapsel kommend oder von anderen abzweigend, sich in das Retikulum der Milz auflösen. Es sei erwähnt, daß viele Trabekel Gefäße führen. Es läßt sich aber nicht sicher entscheiden, welche Trabekel gefäßfrei sind, da man sie im histologischen Schnitt kaum jemals in ganzer Ausdehnung vorfindet.

Das hier im groben dargestellte Strukturprinzip ist in gleicher Weise in den Milzen von Schwein, Kalb, Schaf und Mensch vorhanden.

Es geht aus der Darstellung hervor, daß die Kapsel nicht für sich betrachtet werden darf, sondern daß sie zusammen mit den Trabekeln ein in sich geschlossenes System bildet, das in mechanischer Hinsicht durch seine bügelartigen Verknüpfungen stets als Ganzes reagiert.

Bekanntermaßen kann die Milz beachtliche Volumenschwankungen durchmachen, das bezieht sich nicht nur auf die Blutspeicherefunktion, sondern vor allem auf Vergrößerungen bei infektiösen und anderen Krankheiten. Da die Milzkapsel bei diesen Volumenvergrößerungen nicht reißt, muß sie eine sehr beachtliche Dehnungsfähigkeit besitzen.

Wir haben deshalb die Kapselstruktur an normalen und künstlich gestauten Milzen vergleichend untersucht. An der Schweinemilz ergibt sich folgendes:

Die Kapsel wird im ganzen dünner. Die Entfernung der Trabekelabgangsstellen wird größer. Die Trabekelquerschnitte werden kleiner. Diese äußeren Änderungen sind keineswegs allein aus dem Vorhandensein der elastischen Fasern zu erklären, wenn auch das subseröse elastische Netz hierbei maximal gespannt wird, wie etwa die elastischen Netze der Pleura bei tiefster Inspiration. Der Materialnachschieb für die sich flächenhaft vergrößernde Kapsel kommt aus den Trabekeln. Diese werden nicht nur in die Kapsel hineingezogen, sondern sie werden „entwickelt“, d. h. „aufgedreht“. Würden die Trabekelfasern parallel angeordnet sein, wäre es nicht denkbar, daß ein so starker Materialnachschieb (z. B. bei Malaria) für die Ausbreitung der Kapsel stattfinden könnte. Allein aus der Umstellung eines mehr flachgängig gedrehten Faserverlaufs in einen fast parallelen ist der Materialnachschieb aus den Trabekeln in die Kapsel unter Erhaltung der Gesamtarchitektonik denkbar.

Es ist verständlich, daß die scherengitterartigen Strukturen des kollagenen Stützgerüsts besonders in der Kapselfläche umgestellt werden. Das wurde an Kapseln von normalen und gestauten Milzen durch Untersuchung im polarisierten Licht festgestellt. Auch bei den glatten Muskelzellen ändert sich die Form.

Das bisher Dargestellte ist keine gedankliche Konstruktion, sondern läßt sich histologisch bzw. präparatorisch an normalen und künstlich gestauten Schweinemilzen belegen. Leider war es nicht möglich, menschliche Milzen zum Vergleich heranzuziehen.

Es sei aber abschließend gestattet, auf die Möglichkeit weiterer Folgen dieser Reaktionsform des Trabekel-Kapselsystems hinzuweisen, die im Rahmen der vorliegenden Untersuchung aus den Befunden abgeleitet, wenn auch noch nicht sicher bewiesen werden konnten.

Es sei zunächst die Bedeutung der glatten Muskulatur hervorgehoben, die am elastischen Netz angreift. Dadurch ist das ganze System bei seiner mechanischen Beanspruchung aktiv regulierbar. Da eine reichliche nervöse Versorgung vorliegt, dürfte man berechtigt sein, die vor allem in den Trabekeln und dem Stratum fibromusculare zum Teil sehr zahlreich eingebauten glatten Muskelzellen als aktive Spannungsregulatoren dieses elastisch-muskulösen Systems zu bezeichnen. Das heißt: Bei einer Vergrößerung der Milz brauchen die elastischen Fasern nicht maximal gespannt zu werden, sondern können — ganz ähnlich wie in der Gefäßwand —

durch Nachgeben des Tonus der glatten Muskulatur nur so weit gedehnt werden, daß der Innendruck des Organs nicht unphysiologisch erhöht wird. Andererseits könnte eine Tonuserhöhung der glatten Muskulatur das vergrößerte Organ in seinen Ausgangszustand zurückführen oder bei zu plötzlicher Stauung verhindern, daß Parenchymrisse entstehen, bevor durch die oben beschriebene systemartige Entfaltung der Kapsel eine gleichmäßige mechanische Beanspruchung des Retikulums erfolgen kann. Denn es besteht kein Zweifel, daß die Volumenzunahme des Organs sich über das Kapsel-Trabekelsystem entscheidend auf das Retikulum auswirken muß.

Wir haben zwar unsere Untersuchung auf das Kapsel-Trabekelsystem beschränkt. Seine Verbindungen mit dem retikulären Grundgerüst lassen es aber notwendig erscheinen, hier auf strukturelle Veränderungen hinzuweisen, die aus unseren Präparaten eindeutig abzulesen sind. Wir fanden folgende Merkmale, die unsere obigen Darlegungen zu bestätigen scheinen:

Wir haben gleich orientierte Schnitte von normalen und gestauten Milzen bei Azanfärbung verglichen (Abb. 7 A u. B).

An gestauten Milzen sind die Trabekelquerschnitte je Flächeneinheit seltener, ihre Durchmesser durchschnittlich deutlich kleiner. Die Faserzüge sind hochgängig und straff ausgerichtet, die dazwischenliegenden Gefäße maximal geöffnet. Die Pulpa gestauter Milzen bietet ein völlig anderes Bild als die Pulpa normaler Milzen. An Stellen, wo die Retikulummaschen sichtbar sind, sind sie im gestauten Organ wesentlich größer und erscheinen fast leer. Die Sinus sind maximal erweitert. Am wenigsten erschienen uns die Milzkörperchen verändert. Es zeigte sich nämlich an den gestauten Milzen bei Azanfärbung ein deutliches Retikulumfasergerüst, in das freie Zellen eingelagert waren. Man konnte oft feststellen, daß die Lymphfollikel in der Adventitia der Arterien nicht verändert, höchstens verdichtet waren. Im Gesamtbild der Pulpa stellen damit die Follikel die in mechanischer Hinsicht am wenigsten änderungsfähigen Strukturen dar.

Man ist berechtigt, zu schließen, daß bei der Dehnung des Kapsel-Trabekelsystems eine gleichmäßige Entfaltung des retikulären Grundgerüsts mit Ausnahme der Milzkörperchen erfolgt. Ob diese Weiterstellung des ganzen Grundgerüsts die Voraussetzung für eine stärkere Zellausschwemmung ist, zumal in Verbindung mit



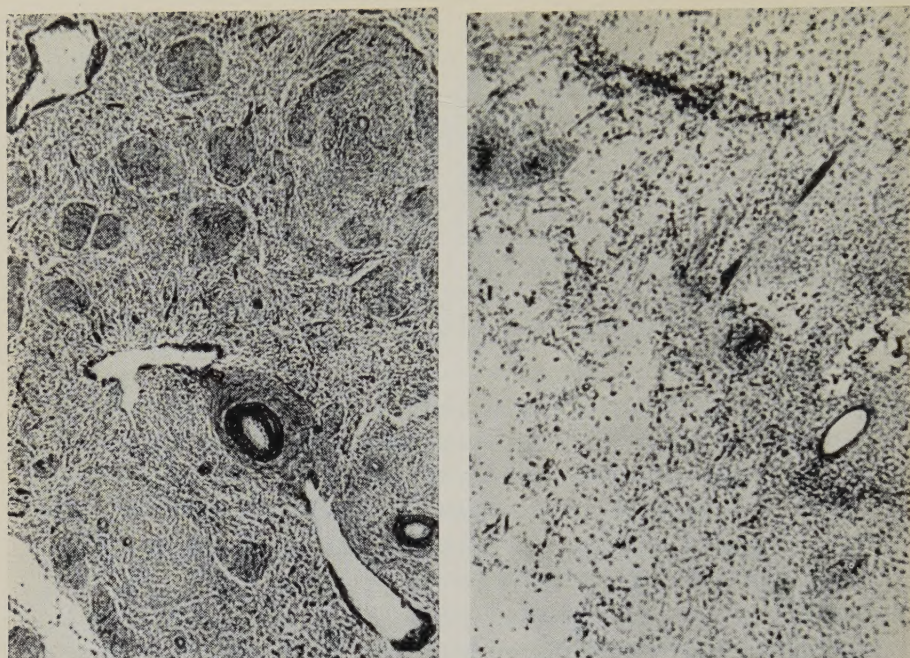


Abb. 7. Die beiden Abbildungen stellen bei gleicher Vergrößerung eine einfache Übersicht über das Gewebe der Schweinemilz im unveränderten Zustand (A) und bei einem gestauten Organ (B) dar. Die beiden Abbildungen sollen lediglich zeigen, daß sich die Stauung über die Trabekel auf das Grundgerüst auswirkt. Abb. B zeigt gegenüber Abb. A ein sehr stark aufgelockertes Retikulum, lediglich die Milzkörperchen behalten annähernd ihre ursprüngliche Form (Schweinemilz, Formolalkohol fix., Azanfärbung, 170mal vergrößert)

der starken Erweiterung der Sinus und der Venen, muß im Rahmen dieser Untersuchung unentschieden bleiben.

### Zusammenfassung

Es wurde der gewebliche und strukturelle Aufbau der Milzkapseln und Trabekeln von Mensch, Schwein, Kalb und Schaf untersucht. Trabekel und Kapsel bilden ein in sich zusammenhängendes System, das bei Volumenänderungen der Milz sehr anpassungsfähig ist.

Die Trabekel zeigen seilartig gedrehte Faserzüge, die in tangentialen Verlauf wirbelartig in die Kapsel einstrahlen. Durch diese Faserzüge sind die Trabekel bündelartig miteinander verbunden; die größten Trabekel verspannen die gegenüberliegenden Außenflächen der Milz, kleinere Trabekel und ihre Abzweigungen gehen in das Retikulum über. Die Umstrukturierung dieses Systems bei Dehnung



wird an künstlich gestauten Milzen untersucht und beschrieben. Die funktionelle Bedeutung dieser Anpassungsfähigkeit wird auch im Sinne einer aktiven Spannungsregulation durch die glatten Muskelzellen diskutiert.

### Schrifttum

- Barcroft, J.: Die Stellung der Milz im Kreislaufsystem. *Erg. Physiol.* **25** (1926) 818.
- Benninghoff, A.: Über die Entstehung funktioneller Strukturen. *Morph. Jb.* **65** (1930).
- Benninghoff-Goerttler: Lehrbuch der Anatomie des Menschen **2** (1960).
- Costae Mariotti: Ricerche di istologia comparata sull'apparato capsulare splenico in riferimento al meccanismo della splenocontrattilità. *Rendiconti delle adunanze dell'academia medico-fisica fiorentina, Sperimentale, Firenze* **85** (1931) 141.
- Faller, A.: Das Gerüstwerk der menschlichen Milz. *Schweiz. med. Wschr.* **75/16** (1945) 337.
- Polarisationsoptische Untersuchung der menschlichen Milzkapsel. 12. Tgg. fr. Ver. Anat. Schweiz. Hochsch. Bern 1946.
- Hartmann, A.: Die Milz, in: *Hdb. mikrosk. Anat. d. Menschen*. Springer, **6**, 1, 397, Berlin 1929/1930.
- Hartwig, G.: Über Blutgehalt der Milz. *Beitr. path. Anat.* **83**, 431, Jena 1930.
- Die makroskopischen und mikroskopischen Merkmale und die Funktion der Pferdemilz in verschiedenen Lebensaltern und bei verschiedenen Rassen. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* **55** (1949) 287.
- v. Herrath, E.: Bau und Funktion der Milz. *Z. Zellforsch.* **23** (1935) 375.
- Bau und Funktion der normalen Milz. Walter de Gruyter und Co. Berlin 1958.
- Hoefke, W.: Anleitung zur Herstellung dicker Schnitte. *Mikrokosmos* **45**, 2, 1955.
- Hofmann, H.: Die Struktur der Milzkapsel und ihre funktionelle Bedeutung. *Morph. Jb.* **90** (1949) 1.
- Hueck, W.: Die normale menschliche Milz als Blutbehälter. *Verh. Dtsch. Ges. inn. Med.* **S. 472** (1928).
- Niessing, K.: Nierenkapsel und Gitterfasersysteme in ihren funktionellen Beziehungen zur Form und Architektur der Niere. *Morph. Jb.* **75** (1935) 331.
- Porsio, A.: Struttura della capsula e dello stroma di alcuni organi. *Scr. biol.* **7** (1932) 68.
- Reissner, H.: Untersuchungen über die Form des Balkengerüstwerkes der Milz bei einigen Haussäugetieren sowie über die Verteilung von elastischem und kollagenem Bindegewebe und glatter Muskulatur in Kapsel und Trabekeln. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* **16** (1929) 598.

Romeis, B.: Mikroskopische Technik. München 1948.

Steger, G.: Die Artmerkmale der Milz der Haussäugetiere. Morph. Jb. **83** (1939) 125.

Tehwer and Grahame: The capsule and trabeculae of the spleens of domestic mammals. J. Anat., London, **65** (1931) 473.

Dr. med. Kaplan Arıncı,  
Tıp Fakültesi  
Anatomi Enstitüsü  
Ankara/TÜRKİYE  
z. Z. Marburg (Lahn),  
Anatomisches Institut,  
Robert-Koch-Straße 6